











Biol  
B

18

ANNALES  
DU  
JARDIN BOTANIQUE  
DE  
BUI TENZORG,

PUBLIÉES PAR

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,

Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences

Directeur du Jardin.

VOLUME IX.

54721  
8/9/02



E. J. BRILL. — LEIDE.  
1891.



## TABLE DES MATIÈRES.

---

<b>GOEBEL (K.), Morphologische und biologische studien.</b>	1.
IV. Ueber javanische Lebermoose	1.
Figurenerklärung	10, 24, 33, 36, 40.
V. Utricularia	41.
A. Landformen	53.
B. Wasserformen	87.
Rückblick	97.
I. Blätter	99.
II. Ausläufer	100.
III. Blasen	101.
Figurenerklärung	115.
VI. Limnanthemum	120.
Figurenerklärung	126.
<b>WILDEMAN (É. de), Les Trentepohlia des Indes Néerlandaises.</b>	127.
Explication des planches	141.
<b>TSCHIRCH (A.), Physiologische Studien ueber die Samen, insbe-</b>	
sondere die Saugorgane derselben	143.
Erklärung der Abbildungen	181.
<b>SOLMS-LAUBACH (H. Graf zu), Ueber die Species in der Gattung</b>	
Rafflesia, insonderheit ueber die auf den Philippinen sich fin-	
denden Arten.	184.
Auf die Rafflesien bezügliche Literatur	242.
Erklärung der Abbildungen	245.
<b>GRESHOFF (M.), Aperçu du premier rapport du Laboratoire Chimico-</b>	
Pharmacologique du Jardin Botanique de l'Etat de Buitenzorg.	247.

---



# MORPHOLOGISCHE UND BIOLOGISCHE STUDIEN.

VON

K. GOEBEL.

---

IV <sup>1)</sup>.

UEBER JAVANISCHE LEBERMOOSE.

---

1. TREUBIA <sup>2)</sup>.

Pl. I.

Anfang Februar 1886 fand ich bei Tjibodas an einem feuchten, schattigen Standort, nahe dem Waldrande auf vermodernen Baumstämmen ein Lebermoos, welches jedenfalls zu den grössten und schönsten Vertretern dieser formenreichen Pflanzenklasse gehört. Dasselbe kann in keine der bisher bekannten Gattungen eingereiht werden. Ich bezeichne es zu Ehren meines verehrten Freundes, des Herausgebers dieser Annales als *Treubia insignis*.

---

1) I, II, III s. Annales Vol. VII, 1.

2) Es wird, da *Treubia* offenbar nicht häufig ist — ich konnte sie seither aus Java nicht mehr erhalten — nicht überflüssig sein, wenn ich für spätere Untersucher den Standort noch näher angebe. Rechts von dem nach Sindanglaja hinabführenden Wege befindet sich eine ziemlich tiefe Schlucht. Geht man diesen Weg zunächst hinab, und schlägt dann einen die Schlucht rechts überschreitenden Fusspfad ein, so gelangt man auf der andern Seite des Baches leicht an den Waldrand hinauf. Dort befindet sich der oben erwähnte Standort und das Lebermoos ist so gross, dass es nicht wohl übersehen werden kann.



Treubia gehört zu den Lebermoosformen, welche wie *Blasia*, *Fossombronia*, *Androcryphia* und *Petalophyllum* den Uebergang von den thallosen Formen zu den foliosen vermitteln. Es sind dies Gattungen, deren Arten zwar deutlich entwickelte Blätter besitzen — diejenigen von *Treubia* sind wohl die grössten aller bekannten Lebermoose, — aber durch ihren weniger scharf abgegliederten Stamm und namentlich durch die Stellung ihrer Geschlechtsorgane sich den thallosen Lebermoosen anschliessen. Es sollen unten die Verschiedenheiten von *Treubia* gegenüber den andern oben erwähnten Lebermoosen hervorgehoben werden.

*Treubia insignis* ist dem Substrate mit der Unterseite des Stämmchens dicht angeschmiegt. Das Stämmchen selbst tritt zwischen den Blättern gewöhnlich nicht hervor (vgl. das Habitusbild Fig. 1) an jüngeren und schwächtigen Exemplaren sowie an der Basis der Seitenzweige findet man aber auch deutliche Internodien, und hier zeigt der Stengel einen annähernd cylindrischen Querschnitt. Die Sprosse sind monopodial verzweigt und erreichen beträchtliche Länge (es wurden solche von 16 cm Länge gemessen), sie besitzen zwei seitliche Blattrihen, dagegen keine Spur von Amphigastrien, überhaupt keine Anhangsgebilde auf der Unterseite.

Die Blätter sind, wie oben erwähnt, wohl die grössten unter den beblätterten Lebermoosen. Sie erreichten in den gemessenen Fällen eine Länge von über 1 cm (11 mm) und eine Breite bis zu 1 cm; an der Basis sind sie mehrschichtig, weiter oben einschichtig, und wie die Figuren zeigen stehen sie annähernd horizontal, jedoch so, dass der Vorderrand der Blätter tiefer steht, als der Hinterrand; sind die Blätter, wie gewöhnlich, dicht gedrängt, so wird der Vorderrand von dem Hinterrand des nächsten, nach dem Vegetationspunkt zu folgenden Blattes gedeckt, die Blattdeckung ist also eine „unterschlächtige“. Die Seitensprosse stehen zwischen dem Vorderrand eines Blattes und dem Hinterrand des folgenden. Betrachtet man die Pflanze von oben (Fig. 1) so muss ausserdem ein zickzackförmig verlaufender Kamm auffallen, der gebildet wird dadurch, dass auf der Oberseite zwei Reihen kleiner Schuppen, welche hier als Dorsalschup-

pen bezeichnet werden sollen, verlaufen, deren schief verlaufende Insertionslinien sich aneinander ansetzen, und so jene Zickzacklinie bilden, welche aber nur bei Stämmchen, an denen die Internodien fehlen, also bei gedrängter Blattstellung hervortritt. Wird noch erwähnt, dass auf der Unterseite zahlreiche lange Haarwurzeln sich befinden, und dass auf derselben häufig eine mit Schleim gefüllte seichte Rinne hervortritt, so sind damit wohl die wichtigsten habituellen Merkmale genügend bezeichnet. Sporogonien fanden sich an den untersuchten Pflanzen leider nicht vor, sondern nur Archegonien, auf deren Stellung unten zurückzukommen sein wird.

Zunächst seien die sehr eigenthümlichen Verhältnisse am Vegetationspunkt geschildert, deren Erkennung und Untersuchung nicht leicht ist. *Treubia* besitzt eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle (Fig. 4, 5, 6) in der bei dorsiventralen Lebermoosen bekannten Orientirung, ebenso ist, ähnlich wie bei manchen andern foliosen Formen die nach unten gekehrte Seite des Dreiecks in der Oberansicht der Scheitelzelle kleiner als die seitlichen. Die Theilungswände sind in der Nähe des Scheitels sehr zart, so dass auch über die Form der Scheitelzelle zunächst Zweifel entstehen könnten. Die Vergleichung zahlreicher Präparate ergab indess das oben erwähnte Resultat. Die Blätter gehen aus den seitlichen Segmenten hervor, deren jedes ein Blatt bildet. Allein nicht die ganze Höhe des Segments wird zur Blattbildung verwendet, sondern nur der untere resp. mittlere Theil desselben. Man findet junge Segmente von oben betrachtet vielfach durch 3 Wände getheilt. Die beiden untern Zellen werden zur Bildung des Blattes und der freien Oberfläche der Stammunterseite verwendet, die obere zur Bildung der Dorsalschuppe. Aus jedem Segment bilden sich also ein Blatt und eine Dorsalschuppe, letztere sind in den Figuren mit S bezeichnet. Die Wachstumsrichtung beider ist eine verschiedene. Der Theil des Segmentes, welcher das Blatt bildet, entwickelt sich bald in annähernd horizontaler Richtung, die Dorsalschuppe dagegen macht mit der Blattfläche fast einen rechten Winkel. Der unterste Theil des blattbildenden Segmentes dagegen wird zur Bildung der

freien Stammoberfläche der Unterseite verwendet, so dass also die freie Blattfläche aus dem mittleren Theile des Segments hervorgeht. Der Unterschied in der Wachsthumrichtung der einzelnen Theile des Segments macht sich schon sehr frühe geltend, und tritt um so mehr hervor, je älter das Blatt wird; und zugleich ergibt sich aus dem Gesagten, dass die Blätter auf verschiedener Höhe quer getroffen ein verschiedenes Bild ergeben müssen (Vgl. Fig. 9). Junge Blätter an der Basis getroffen, also an der Stelle, wo sie mit der Dorsalschuppe im Zusammenhang sind (diese letztere bleibt im Wachtsthum gegenüber dem Blatte sehr beträchtlich zurück) erscheinen wie der Querschnitt eines „reitenden“ Blattes, die Basis desselben, gebildet aus der Dorsalschuppe einerseits und dem untern Blattrande andererseits umfasst den Vegetationspunkt. Von dem zweiten Blatte rechts von der Scheitelzelle (3) ist in der Figur auch der Querschnitt eingezeichnet, wie er weiter oben aussieht (3a), hier steht die Blattfläche fast horizontal, und ist mit der „Dorsalschuppe“ (S. 3) nicht mehr im Zusammenhang (vgl. auch Fig. 8).

Jedes Blatt besitzt ausserdem an seinem unteren Rande einen Flügel (eine Wucherung des Blattrandes) welcher auf die Stammunterseite hinuntergreift, die Grenze zwischen ihm und der Blattfläche ist an dem am meisten rechts stehenden Blatte 5 in der Figur 9 durch Punktirung angedeutet. Dieser ventrale Blattrand ist besonders reichlich mit schleimabsondernden Papillen besetzt, womit es zusammenhängen mag, dass auf der Unterseite des Stämmchens die bei andern Lebermoosen verbreiteten Schleimpapillen hier sich nicht finden. Die am Blattflügel stehenden Schleimpapillen sind theils einfache Zellen, theils von einem ein- oder mehrzelligen Stiele getragen. Ist der Stiel eine Zellreihe, so können in einzelnen Zellen derselben auch Längstheilungen eintreten, und so der Anfang einer kleinen Zellfläche gebildet werden, welche nicht nur an ihrem Ende, sondern auch seitlich Schleimpapillen tragen kann, und so den Uebergang zu den unten zu erwähnenden Schuppen der Archegonienstände bildet.

Die Archegonien befinden sich in dem Winkel, welchen die „Dorsalschuppen“ mit der Stammoberseite machen (Fig. 12). Zwischen

denselben befindet sich eine Schleimmasse, welche von den an und auf den Dorsalschuppen sitzenden schleimabsondernden Papillen gebildet wird. Letztere stehen hier nicht selten auf schmalen schuppenförmigen Zellflächen, welche die Archegonien überragen (Fig. 12a), und die nach dem Obigen als eine höhere Ausbildungsform der Schleimhaare zu betrachten sind, wie sie bei manchen Lebermoosen z. B. auch *Fossombronia* sich findet.

Sporogonien und Antheridien fanden sich leider nicht, dagegen an einzelnen Exemplaren zahlreiche Brutknospen, drei bis vierzellige Körper (Fig. 7) auf einem kurzen Stiele stehend. Es würde von Interesse sein, die Blattbildung der aus der Keimung der Sporen oder der Brutknospen hervorgegangenen Keimpflanzen kennen zu lernen, leider konnte ich solche an dem — nur einmal von mir besuchten — Standort nicht finden. Was die Antheridien anbelangt, so ist zu vermuthen, dass sie in ihrer Stellung mit den Archegonien übereinstimmen werden. Die Brutknospen finden sich wie die Geschlechtsorgane auf der Stammoberseite und zwar auch an Archegonientragenden Exemplaren; sie stehen dicht gedrängt auf dem von den Dorsalschuppen gebildeten Kamme und in der Achsel der Dorsalschuppen.

Bezüglich der Archegonienstellung stimmt *Treubia*, wenn wir dieselbe mit den übrigen beblätterten anakrogynen *Jungermanniae* vergleichen, einigermassen mit *Fossombronia* überein, insofern bei letzterer die Geschlechtsorgane seitlich, dem oberen Blattrande genähert stehen, während bei *Blasia*, *Androcryphia* und *Petalophyllum* die Archegonien nicht durch die Blätter geschützt, unabhängig von denselben auf der Sprossenmedianen stehen, ähnlich wie bei den thallosen Formen und wie bei diesen erhalten sie auch eine besondere Hülle. Bei *Fossombronia* dagegen übernehmen die Blätter, bei *Treubia* die Dorsalschuppen — auf deren Bedeutung unten zurückgekommen werden soll — zugleich die schützende Funktion und zwar bei *Treubia* in viel ausgeprägter Weise als bei ersterer; ob die von Leitgeb (Unters. ü. d. Lebermoose III S. 110) erwähnten neben den Antheridien nicht selten sich findenden Schuppen den oben geschil-



derden Schleimpapillen tragenden in den Archegonienständen von *Treubia* entsprechen, muss dahingestellt bleiben, da Leitgeb keine näheren Angaben über die ersteren gemacht hat, indess stellen beide Organe doch wohl nur höher differenzierte Haargebilde dar.

Von den anatomischen Verhältnissen sei hier nur kurz angeführt, dass Oelkörper in einzelnen Zellen, ähnlich wie bei den Marchantien vorkommen, vor Allem aber, dass alle untersuchten Exemplare von *Treubia* stets von einem Pilze bewohnt waren. Der Pilz findet sich in einer bestimmten Zone, welche in der unteren Hälfte des Stengelgewebes oberhalb der oben erwähnten seichten Rinne der Stengelunterseite liegt. Hier ist in den jüngsten Stengeltheilen ein kleinzelligeres stärkereiches Gewebe vorhanden. Die Pilzinfektion erfolgt offenbar von der mit Schleim erfüllten Rinne aus, auch die Wurzelhaare sondern Schleim ab, so dass der Pilz der jedenfalls auch saprophytisch leben kann, in dem Schleim der Stämmchenunterseite zunächst einen geeigneten Nährboden findet. Es sei hier auf das hingewiesen, was in dem ersten Theile dieser Studien (*Annales VII* pag. 77, 101) über die Pilzinfektion durch die Wurzelhaare von *Farnprothallien* angegeben wurde.

Im Innern des Stämmchens finden sich, an dem angegebenen Orte Pilzhyphen in zweierlei Weise. Einmal dickere Hyphen zwischen den Zellen. Dieselben lassen sich durch die Glykogen-Reaktion leicht sichtlich machen. Die Zellen erscheinen durch die zwischen ihnen verlaufenden durch Chlorzinkjod rothbraun gefärbten Pilzhyphen auseinandergedrängt, an einzelnen Stellen schwellen die Pilzhyphen stark blasig an.

In dieser Form erscheint die Pilzinfektion zunächst, ausgehend von an dem angegebenen Orte intercellular eingedrungenen Hyphen. Oberhalb des durch die rothbraune Färbung der Pilzhyphen stark hervortretenden inficirten Gewebes findet sich, wenn wir von einem bestimmten Falle ausgehen, ein solches, in welchem eine dicke gelbliche Masse zwischen den Zellen erscheint; es erinnert dasselbe nicht wenig an das „Polstergewebe“ einiger *Lycopodium*-Arten. Pilzhyphen lassen sich in demselben

zunächst nicht immer nachweisen, indess beruht dies offenbar darauf, dass in der Zwischenzellmasse die Pilzhypphen eingebettet sind, an feinen Schnitten lassen sich dieselben in der Zwischenzellmasse auch nachweisen. Letztere ist als ein Produkt der Pilzhypphen zu betrachten, sei es, dass sie eine Veränderung der Zellmembran oder eine Ausscheidung der Pilzhypphen darstellt.

Ausserdem findet sich unterhalb der bezeichneten Region auch in den Zellen eine Pilzinfektion, bestehend aus sehr feinen Pilzhypphen. Ausser diesen finden sich in den inficirten Zellen farblose (an Alkoholmaterial) unregelmässig umgrenzte Ballen, welche bei längerer Einwirkung von Chlorzinkjod schmutzig-bläuliche Färbung annehmen. Die Hypphen lassen eine Glykogen-Reaktion nicht erkennen, wohl wegen ihrer ausserordentlichen Feinheit. Ueber die Natur der farblosen Ballen ins Klare zu kommen ist mir nicht gelungen. Nur so viel konnte einigemale festgestellt werden, dass sie mit den feinen Pilzhypphen in Verbindung stehen; ich vermurthe, dass es sich um ein Ausscheidungsprodukt der Pilzhypphen handelt, vielleicht um eine, der oben beschriebener Zwischenzellsubstanz des Polstergewebes analoge Masse. Dass die in den Zellen und zwischen denselben wachsenden Pilzhypphen einen und denselben Pilz angehören, ist zwar nicht bewiesen, aber doch sehr warscheinlich, zumal wir ja auch andere Fälle kennen, in denen ein Pilz intercellular, und in den Zellen wächst. Der Pilz, welcher das Prothallium von *Lycopodium* bewohnt<sup>1)</sup> wächst zunächst in den Zellen dann (im Innern) zwischen denselben.

Eine eingreifende Schädigung erfährt *Treubia* durch ihren Inquilinen ebensowenig als die soeben erwähnten *Lycopodium*-Prothallien. Obwohl alle von mir untersuchten *Treubia*-Sprosse die Pilzinfektion zeigten, wuchsen sie doch kräftig, bildeten Archegonien etc. Ohne Zweifel entzieht der Pilz dem Lebermoose eine Anzahl Bildungstoffe, er übt aber keine zerstörende Wirkung aus. Für die Annahme, dass er seinem Wirthe etwa ermögliche, aus dem vermodernden Holze auf dem letzterer haupt-

---

1) Vgl. Botan. Zeitung 1887 p. 165.

sächlich wächst, organische Verbindungen aufzunehmen, fehlt es derzeit an jedem positiven Anhaltspunkt.

Treubia bildet nach dem oben Mitgetheilten eine sehr charakteristische neue Form anakrogyner beblätterter Lebermoose. Vergleichen wir sie mit den andern Gattungen der letzteren, wobei wir zunächst auf die vegetativen Organe beschränkt sind, so kann eine doppelte Auffassung stattfinden, welche sich richtet vor Allem nach der Bedeutung, welche man den Dorsalschuppen beilegt. Diese können entweder selbständige, einerseits zum Schutze der Stammknospe anderseits zu dem der Geschlechtsorgane dienende Gebilde sein, oder Theile des Blattes. Im ersten Falle kann man zum Vergleiche Blasia heranziehen. Auch diese Gattung ist dadurch ausgezeichnet, dass bei ihr die Blattfläche von Anfang an die Horizontal-Stellung einnimmt. Sie entsteht aus einem mittleren Theile des Segments <sup>1)</sup>, während aus dem untern Theile desselben Anhangsgebilde, die Amphigastrien und die Blattohren hervorgehen. Ihnen würden die Dorsalschuppen von Treubia entsprechen, von der Lage und Funktion abgesehen.

Die zweite Möglichkeit der Auffassung ist, dass man die Dorsalschuppen als einen Theil des Blattes betrachtet, so dass sie also wie es auf den Querschnitten in gewisser Höhe den Anschein hat, den obern Rand desselben bilden. Dann wäre die Blattentwicklung allerdings eine sehr eigenthümliche, allenfalls vergleichbar der bei Fissidens sich findenden. Hier bildet sich bekanntlich auf der Unterseite der Blattnerven ein flügelartiger Auswuchs, welcher bald so gross wird, dass er beim fertigen Blatt scheinbar die eigentliche Blattfläche darstellt, während letztere nur als Scheidentheil des Flügels erscheint. Bei Fissidens ist dieser Flügel aber deutlich als *Blattauswuchs* zu erkennen. Bei Treubia ist er mit seiner ganzen Basis dem *Stämmchen* eingefügt, wobei man freilich das sehr frühe Eintreten der abweichenden Wachstumsrichtung, welche zur Bildung der Blattfläche führt, geltend machen kann.

---

1) Vgl. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, Heft I.



Es würde, wenn man die letztgenannte Ausnahme macht, die Blattbildung von *Treubia* also insofern mit der von *Fossombronina*, *Androcryphia* u. a. übereinstimmen, als die Anlage des Blattes ursprünglich mit der dieser Formen übereinstimmend erfolgen, frühe aber schon die eigenthümliche Erscheinung eintreten würde, dass die Entwicklung der Blattfläche fast rechtwinklig zur Segmentgrenze erfolgt. Für die erste Auffassung spricht ihre anscheinend grössere Einfachheit. Indess kennen wir Organe, welche den Dorsalschuppen vergleichbar wären, sonst nur als Hüllen der Geschlechtsorgane. Die Anlage derartiger Hüllen bei anakrogynen Lebermoosen geht aber, soweit wir bis jetzt wissen, derjenigen der Geschlechtsorgane voraus, und wo die letzteren nicht vorhanden sind, fehlen auch die Hüllen. Beides ist bei *Treubia* nicht der Fall, während wenn die Dorsalschuppe als der dorsale Blattrand betrachtet wird die Stellung der Geschlechtsorgane unterhalb desselben eine ähnliche ist, wie bei *Fossombronina*. Dagegen lässt sich wieder einwenden, dass z. B. im hinteren Theile von Seitenzweigen, also an den ersten, klein bleibenden Blättern der letzteren Dorsalschuppen und Blätter, scheinbar wenigstens vollständig getrennt sind, die Dorsalschuppe steht etwa vor der Mitte des zugehörigen Blattes. Dies kann nun freilich durch sekundäre Veränderungen veranlasst sein, besonders durch die Art und Weise der Ausbildung der freien Stammoberfläche; die Art der Segmentirung der Scheitelzelle stimmt jedenfalls mit der von *Androcryphia* und *Petalophyllum* überein, indess möchte ich darauf kein besonderes Gewicht legen, sondern den Vergleich mit *Blasia* als den näherliegenden betrachten.

Die definitive Entscheidung der Frage muss ausgesetzt bleiben, bis die Gestaltung der Keimpflanzen, die Sporogonienbildung u. A. bekannt sind. Hier mag es genügen, das Vorhandensein und die Gestaltungsverhältnisse eines Lebermooses nachgewiesen zu haben, welches jedenfalls zu den eigenthümlichsten Formen dieser gestaltenreichen und merkwürdigen Gruppe gehört.

---

## FIGURENERKLÄRUNG.

## Pl. I.

**Fig. 1.** Habitusbild einer weiblichen Pflanze von oben, nat. Grösse.

**Fig. 2.** Dieselbe von oben, S. die Dorsalschuppen, zwei derselben sind zurückgeschlagen gezeichnet. (eine Lage, in welche sie künstlich gebracht wurden).

**Fig. 3.** Sprossspitze von unten, schwach vergrößert.

**Fig. 4.** Sprossspitze von oben, stark vergrößert, links die Umrisse des viertjüngsten Blattes, S. 4 die zugehörige Dorsalschuppe. Durch die Blattfläche durchscheinend ist die Segmentgrenze angedeutet, V. die Scheitelzelle.

**Fig. 5.** Anderer Sprossscheitel, B. 3, Blattfläche des dritten Blattes, anscheinend zweizellig, wahrscheinlich aber schon aus mehr Zellen bestehend, S. 3, die zugehörige Dorsalschuppe.

**Fig. 6** Querschnitt durch den Scheitel. Die Blattfläche sind alle wegge-

schnitten, die Segmentgrenzen deutlich erkennbar.

**Fig. 8.** Querschnitt durch eine Sprossspitze ziemlich hoch über der Scheitelzelle geführt.

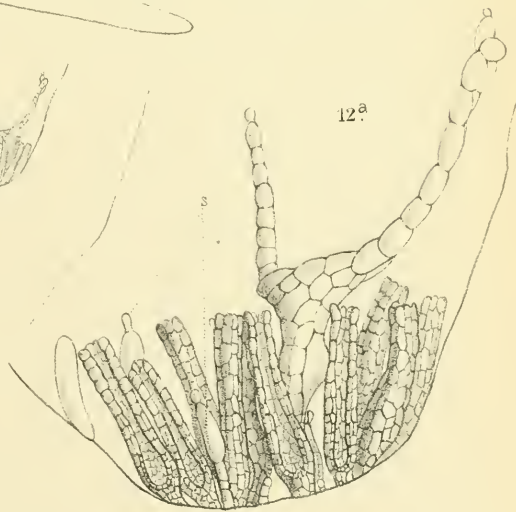
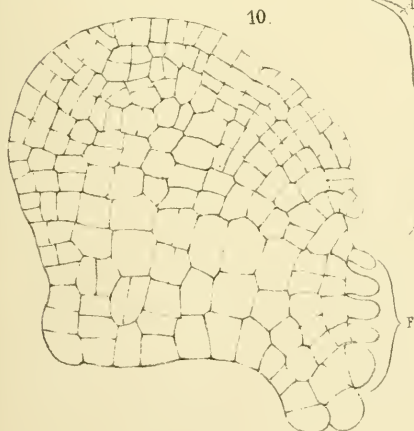
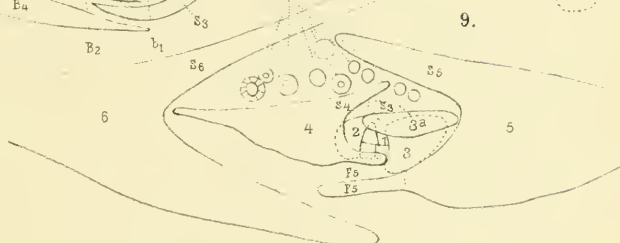
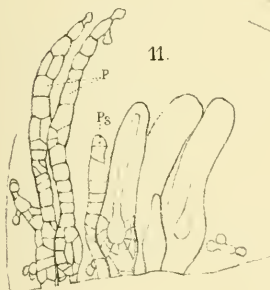
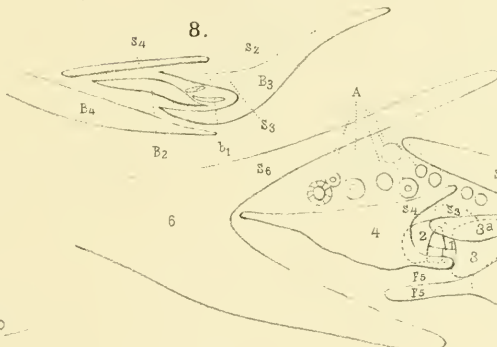
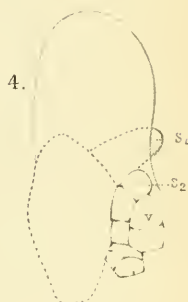
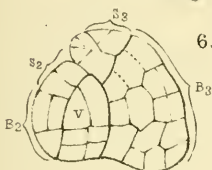
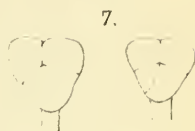
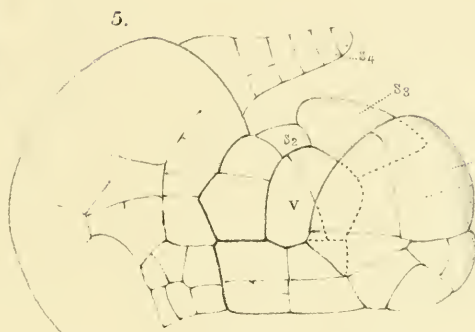
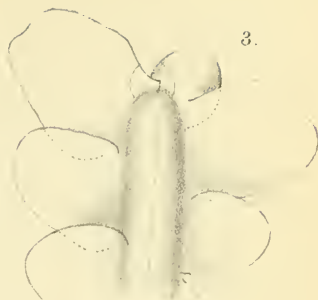
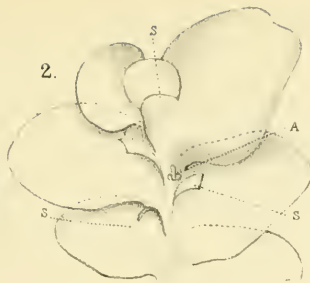
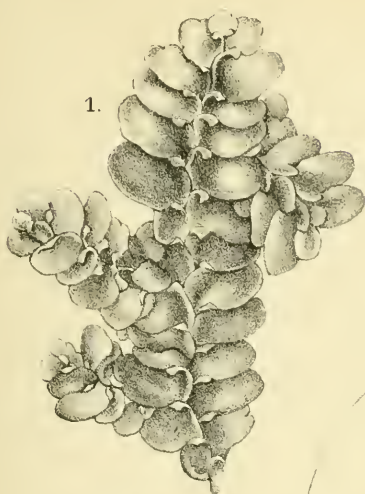
**Fig. 9.** Tiefer geführten Querschnitt durch eine andere Sprossspitze von Blatt 3 ist gezeichnet der Querschnitt durch die Blattfläche. 3a und die tiefer liegenden Theile, welche die Segmentgrenze und die Dorsalschuppe zeigen. F. 4. und F. 5. sind die Ventralflügel der betreffenden Blätter, A Archegonien.

**Fig. 10.** Blattfläche eines jungen Blattes F. der Ventralflügel, welcher sich eben zu entwickeln beginnt, und am Rande mit Anlagen von Schleimpapillen besetzt ist.

**Fig. 12.** Längsschnitt durch einen Spross. Getroffen eine, in der Achsel der Dorsalschuppe stehende Archegoniengruppe.

**Fig. 12a.** Die Archegoniengruppe von Fig. 12 bei stärkerer Vergrößerung.

**Fig. 13.** Querschnitt durch die Stammspitze mit Verzweigung.





## 2. CALOBRYUM BLUMII NEES.

Wenn es eine Pflanze gibt, welche man als eine verschollene bezeichnen kann, so ist es das in der Ueberschrift genannte Lebermoos. In der That scheint niemand dasselbe gesehen zu haben, seit Nees von Esenbeck vor nahezu 60 Jahren dasselbe beschrieb<sup>1)</sup>; seine Diagnose wurde als einziges Auskunftsmittel über die Pflanze in der Litteratur weitergeführt. Ursprünglich nannte er das Calobryum: Monoclea Blumii und sagt von derselben, sie sei eine „*planta sane memorabilis: crescit in montibus Javae rarissima*“. In der Synopsis hepaticarum von Gottsche, Lindenberg u. Nees von Esenbeck wo der Namen in Calobryum umgeändert ist, finden wir über die Pflanze ebensowenig etwas Weiteres als in der Synopsis hepaticarum von C. M. van der Sande Lacoste; (Amstelodamii 1850) der letztgenannte Autor citiert Calobryum nur nach der Synopsis von Nees, Gottsche und Lindenberg, da er dasselbe nicht gesehen hat. Offenbar ist dies Lebermoos auch in den Sammlungen äusserst selten, es fehlt z. B. nach den freundlichen Mittheilungen des Herrn Dr. Boerlage in dem so reichhaltigen Rijksherbar in Leiden. So kann man Leitgeb nur Recht geben, wenn derselbe (Untersuchungen über die Lebermoose III, pag. 68) gelegentlich von dem — auch ihm unzugänglich gebliebenen — „räthselhaften Calobryum“ spricht.

In der That scheint dasselbe auch in Java nicht häufig zu sein, wenigstens in dem kleinen Theile Westjava's, welchen ich kennen lernte. Ich traf es nur zweimal in isolirten kleinen Rasen an der Buitenzorger Seite des Salak, dass es sich auch am Panggerango findet, ergibt sich daraus, dass Calobryum sich unter Lebermoosen fand, welche Herr Dr. Karsten an diesem Berge für mich zu sammeln die Freundlichkeit hatte.

---

1) Nees v. Esenbeck, hepaticae javanicae (enumeratio plantarum cryptogamarum Javae et insularum adjacentium) fascic. I. Vratislaviae 1830.

Die in Java gesammelten Exemplare mit den Originalexemplaren von Nees zu vergleichen wurde mir durch die Zusendung der letzteren aus dem Strassburger Universitätsherbar ermöglicht. Das Nees'sche Material besteht aus einer einzigen, schlecht getrockneten und stark verschrumpften fruktificirenden Pflanze und einigen sterilen Stücken. Von den letzteren wurde eines aufgeweicht, — (das fruktificirende Exemplar, welches wahrscheinlich das einzige derzeit in den Sammlungen befindliche ist, durfte nicht untersucht werden). Das aufgeweichte Stück nahm in erwärmtem Eau de Javelle seine Form vollständig wieder an, und stimmte so sehr mit meinen Pflanzen überein, dass ich nicht daran zweifeln kann, dass die letzteren wirklich *Calobryum* sind.

Eine möglichst eingehende Schilderung desselben wird erwünscht sein, wenn es auch leider keine lückenlose sein kann, da die Pflanzen zwar Geschlechtsorgane, aber keine Früchte trugen. Indess wird das hier Mitzutheilende doch genügen, um einerseits die bisher ganz unklare systematische Stellung von *Calobryum*, andererseits die Hauptpunkte seiner Organographie aufzuklären.

Nees von Esenbeck hatte *Calobryum*, wie schon aus seinem ersten Namen hervorgeht mit *Monoclea* zusammengestellt, in eine kleine, von den Jungermaniaceen abgetrennte Gruppe der *Monocleen*. Diese wurde dadurch charakterisirt, dass die *Columella*-lose Kapsel mit einem Längsriss aufspringe (*capsula pedunculata, rima longitudinali dehiscens, columella nulla, semine elateribus mixtis*). Nun haben Gottsche und Leitgeb <sup>1)</sup> für *Monoclea* gewiss mit Recht betont, dass die Art des Oeffnens der Kapsel nicht als Merkmal der Trennung von den übrigen Jungermannieen betrachtet werden könne, da dieselbe sowohl innerhalb der Jungermannieengruppe selbst als auch der einzelnen Gattungen resp. Arten variirt. Es wird unten nachgewiesen werden, dass *Calobryum* in engster Verwandtschaft mit

1) Gottsche, über das Genus *Monoclea*, Bot. Zeit. 1858 N<sup>o</sup>. 39, Leitgeb, Unters. III, pag. 68.



Haplomitrium, nicht mit Monoclea steht. Daran kann die Angabe Nees v. Esenbeck's, dass die Kapsel von Calobryum mit einer einseitigen Spalte sich öffne, nichts ändern. Denn einmal fragt es sich sehr, ob das allgemein zutrifft, es könnte die — an dem Nees'schen Exemplar vorhandene — Spalte entweder überhaupt nicht normal sein, oder wenn dies der Fall ist, wäre erst festzustellen, ob es das allgemeine Vorkommen ist. Sind doch selbst die Angaben über die Dehiscenz der Kapsel von Haplomitrium getheilt. Gottsche <sup>1)</sup> erwähnt in seiner für die Lebermooskunde so wichtigen Abhandlung über diese Pflanze, dieselbe habe eine in vier Klappen ausspringende Kapsel, Spruce <sup>2)</sup> dagegen, (welcher für Haplomitrium den neuerdings ausgegrabenen Namen „Scalia“ anwendet) sagt: „In the European Scalia Hookeri the capsule is sometimes cloven on one side only; rarely are all the valves completely separated, but mostly remain cohering at the apex even when free elsewhere.“ Es wäre also nicht zu verwundern, wenn ähnliche Verschiedenheiten auch bei Calobryum vorkommen würden.

Für die Verwandtschaft mit Haplomitrium spricht schon der Habitus. Vor Allem die Thatsache, dass auch Calobryum ein aufrecht wachsendes radiäres Lebermoos ist, eine Wuchsform, für welche bekanntlich bisher Haplomitrium als einziges Beispiel angeführt wurde. Haplomitrium ist ferner ausgezeichnet durch seine eigenthümlichen unterirdischen Organe und den Mangel an Haarwurzeln. Auch hierin gleicht ihm Calobryum. Es hat wie Fig. 14 & 15 zeigen mögen, den Anschein, als ob ein einheitliches Rhizom vorhanden sei, von dem aus die beblätterten Triebe entspringen, wie denn auch Nees schildert: „caulis primarius repens, circiter uncialis, aphyllus, nudus, compressus“.

Bei genauer Betrachtung zeigt sich indess, dass das „Rhizom“ vielmehr ein Sympodium ist. An der Basis der beblätterten Triebe entstehen blattlose Zweige, welche nach unten wachsen,

---

1) Gottsche, über Haplomitrium Hookeri nova acta acad. Leopold-Carol. nat. curios. Vol. XX, pars I, pag. 359.

2) Spruce, Hepaticae amazonicae et andinae (Transactions and Proceedings of the botanical society, Edinburgh Vol. XV, pag. 533.)



im Boden kriechen, später an der Spitze Blätter bilden, sich erheben <sup>1)</sup>, an der Spitze Geschlechtsorgane erzeugen, und ihrerseits an ihrer Basis durch blattlose Seitensprosse das Rhizom fortsetzen. Also ein Wachstum, wie es, *mutatis mutandis* z. B. bei *Convallaria polygonatum* sich findet und allbekannt ist. Bemerkt sei nur, dass auch die Rhizomsprosse selbst sich verzweigen. In Fig. 14 sind drei Sprossgenerationen vorhanden. Von dem mit I bezeichneten Sprosse geht der Ausläufer H aus, welcher sich an seinem Ende aufrichtend, zum beblätterten Spross II wird. Er hat schon, ehe er zur Blattbildung schritt, einige Ausläufer erzeugt, die ebenfalls zu beblätterten Stämmchen werden können, obwohl einige derselben vielleicht nur als Rhizomzweige funktionieren. Ganz ähnlich ist es in Fig. 15, wo der Spross IV bereits im Begriffe ist, sich aufzurichten, er hat auch schon einige noch sehr kleine, und in der Figur nicht sichtbare Blattrudimente erzeugt <sup>2)</sup>.

Dieses Wachstum erklärt, warum, wenn man einen der lockeren Rasen, in welchen die Stämmchen zusammengeordnet sind, sorgfältig heraushebt, eine grössere Zahl derselben an der Basis zusammenhängt.

Was die Entstehung der Rhizomsprosse anbelangt, so sei zunächst hervorgehoben, dass dieselben in keinerlei Beziehung zu den Blättern stehen. Es fragt sich nun: entstehen sie wirklich, wie es den Anschein hat, entfernt vom Scheitel? Dafür könnte sprechen, dass an der Basis der beblätterten Sprosse noch sehr wenig entwickelte scheinbar sehr junge Anlagen sich finden. Allein dies schliesst nicht aus, dass dieselben am Scheitel durch Endverzweigung entstanden, und dann längere Zeit ruhen, bis zunächst der obere, blatttragende Theil des Sprosses sich entwickelt hat. In der That ist offenbar das Letztere der Fall. Denn wiederholt traf ich an Ausläufern die sich eben zur Blattbildung anschickten, dicht unter der Spitze die Anlage von

---

1) Ob dies bei allen der Fall ist, oder einzelne dauernd im Substrate bleiben, sei dahingestellt.

2) Als Ausnahme kommt es vor, dass ein Spross statt zunächst zum blattlosen Ausläufer zu werden, sich sofort aufnistet und Blätter erzeugt.

Seitensprossen. Auch für Haplomitrium möchte ich, im Gegensatz zu Leitgeb Endverzweigung annehmen. Leitgeb sagt zwar <sup>1)</sup> „alle die so verschieden ausgebildeten Zweige entstehen interkalar. Eine Endverzweigung scheint überhaupt nicht vorzukommen“. Allein die Verzweigungsverhältnisse wurden bei Haplomitrium offenbar — wegen der Seltenheit des Materials — in zu weit vorgeschrittenem Zustand untersucht. Uebrigens finden sich bei Haplomitrium Zweige auch in der beblätterten Region des Stämmchens, während bei Calobryum nur ausnahmsweise in dieser gelegentlich ein (wahrscheinlich nicht zur Entwicklung gelangender) Ausläufer auftritt.

Kehren wir zu der Beschreibung von Nees zurück, so ist in derselben richtig bemerkt, dass das „Rhizom“ an seiner dem Substrat (vermoderndes Holz resp. „Humus“) zugewendeten Seite etwas abgeflacht ist. Wenn dagegen gesagt wird: „*subtus radiculis teneris fuscis terrae adhaerens*“ so ist das ein Irrthum, der durch anklebende Bodenpartikelchen hervorgerufen sein dürfte. Vielmehr ist Calobryum wie oben schon bemerkt, ebenso wenig im Besitze der den Lebermoosen sonst zukommenden Haarwurzeln, wie Haplomitrium. Höchstens könnte man als eine Art Andeutung der Haarwurzelbildung die Thatsache betrachten, dass die Oberflächenzellen des Rhizoms an der Stelle, wo dasselbe dem Substrat anliegt sich verlängern, und etwas papillenförmig hervorgewölbt sind (was ebenfalls in ganz ähnlicher Weise bei Haplomitrium sich findet).

Die Rhizomäste sind mit einer Schleimhülle bedeckt, namentlich in ihrem vorderen Theile. Wie bei so vielen andern Lebermoosen wird dieser Schleim in besonderen Keulenpapillen gebildet, und zwar zwischen Cuticula und Cellulosehaut der Endzelle.

Die Keulenpapillen stehen am Vegetationspunkt besonders dicht (vgl. Fig. 25), indess scheint es, dass ausserdem auch noch durch die Zellmembranen der übrigen Oberflächenzellen Schleim gebildet wird. Die dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle liegt in

---

1) a. a. S. II, pag. 71. Ich habe meine Zweifel über die Richtigkeit der Leitgeb'schen Ansicht früher schon ausgesprochen (Goebel, die Muscineen Schenk's Handbuch II, pag. 337.)

einer seichten, ganz von Schleim erfüllten Einsenkung des Vegetationspunktes (Fig. 25.) und ist so trotz der Blattlosigkeit desselben einigermaßen geschützt. Reichliche Schleimbildung wird unten auch für die Utricularien sowohl die Landbewohnenden, als die Wasserbewohnenden zu schildern sein. In allen diesen und ähnlichen Fällen sind wir über die biologische Bedeutung der Schleimbildung nicht näher unterrichtet, denn mag auch bei Landpflanzen derselbe den Vegetationspunkt gegen Austrocknung mit schützen, so kann dies bei Wasserpflanzen, (welche, wie an andern Orten näher nachgewiesen werden soll oft sehr reichliche Schleimbildung zeigen) nicht in Betracht kommen, möglich, dass der Schleim hier ein Schutzmittel gegen Thiere ist.

Die beblätterten Calobryumsprosse besitzen in drei Reihen angeordnete Blätter. An der Basis des Stämmchen sind dieselben zunächst noch rudimentär, nach oben hin nehmen sie an Grösse zu. Sie sind meist ganzrandig (seltener mit einigen kaum hervortretenden Randspitzen versehen), und von ziemlich verschiedener Grösse. An manchen Sprossen, wahrscheinlich an solchen, welche schief aufgerichtet wuchsen, sind die Blätter der einen (wahrscheinlich der dem Lichte zugekehrten) Seite fast um die Hälfte kleiner, als die beiden andern, ja in einem Falle waren sie fast ganz verkümmert, während die Seitenblätter dem Stamme schief (nicht wie sonst quer) angeheftet waren. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass es sich hier um ein nicht aufrecht, sondern schief resp. horizontal wachsendes Stämmchen handelt, und von Interesse ist, dass die bei den foliosen dorsiventralen Jungermannien eintretende Schiefstellung der Blatininsertion hier ausnahmsweise an einem dorsiventral *gewordenen* radiären Sprosse eintritt, dessen Seitenblätter so in die günstigste Lichtlage gelangen.

Besonders auffallend ist die fleischige Beschaffenheit der Blätter. Sie rührt her von einem bei den beblätterten Lebermoosen äusserst seltenen, oben auch für Treubia geschilderten Verhältniss, sie sind nämlich in ihrem untern Theile mehrschichtig (Vgl. Fig. 16, 24). Im übrigen darf ich bezüglich der Stellung und

Entstehung wohl auf die Figuren 22 und 24 verweisen. In der That geht aus denselben ohne Weiteres hervor, dass eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle vorhanden ist, und dass aus jedem Segment ein Blatt entsteht, welches ursprünglich einschichtig später durch perikline Theilungen in seiner basalen Region mehrschichtig wird. Auf die Zellanordnung im Einzelnen soll nicht näher eingegangen werden. Erwähnt sei nur, dass die für die akrogynen Lebermoose charakteristische Zweitheilung der jungen Blattanlage hier sich nicht findet, und dass auch an den oberirdischen Theilen reichlich Bildung von schleimabsondernden Papillen statt hat. Diese Papillen finden sich sowohl am Blattrande, als auch auf den beiden Blattflächen und der Stammoberfläche. Meist sind sie einzellig, seltener mit einem, aus einer kurzen Zellreihe bestehenden Stiele ausgerüstet. Bezüglich des anatomischen Baues der Stämmchen ist erwähnenswerth, dass dieselben eine gewisse Gewebedifferenzirung insofern besitzen, als die äusseren Zellenlagen stärkereich, die innern Zellen langgestreckt und stärkeelos sind. Sie scheinen schleimigen Inhalt zu führen, und soweit nach Alkoholmaterial überhaupt eine Ansicht ausgesprochen werden darf, scheint mir, dass es sich hier um ein, der Wasserspeicherung dienendes Gewebe handelt. Speziell unter dem verbreiterten Scheitel des Geschlechtssprosse, (namentlich der Antheridienstände) zeigen die (hier kürzeren und breiteren) Zellen eine Eigenthümlichkeit, welche manchen Wasserzellen zukommt, das scheinbare Vorhandensein von Querleisten, welche in Wirklichkeit Falten der Zellmembran sind, die bei straffer Turgescenz nicht sichtbar sein werden.

Das Wachsthum der Laubsprosse ist ein begrenztes, und zwar begrenzt durch die Bildung der Geschlechtsorgane. Diese sind hier in sehr charakteristischen „Inflorescenzen“ vertheilt, wie sie sonst bei keinem andern anakrogynen Lebermoose bekannt sind.

Leitgeb hat bekanntlich die Lebermoose der Jungermannienreihe, welche man früher in foliose und thallose (frondose) unterschied, in akrogyne und anakrogyne eingetheilt, zu erstern



zählen sämtliche „foliose“ mit Ausnahme des, mit den thallosen Formen die Gruppe der anakrogynen bildenden *Haplomitrium*. Es wird auf die von Leitgeb gegebene Charakteristik unten zurückzukommen sein. Zunächst seien die habituellen Verhältnisse hier kurz erwähnt.

Die Sexualsprosse tragen die Antheridien resp. Archegonien in terminalen „Inflorescenzen“, welche von Hüllblättern umgeben sind. (Vlg. den Längsschnitt eines Archegonienstandes Fig. 19). Von diesen treten namentlich drei dadurch deutlich hervor, dass sie grösser sind als die Stängelblätter, ausser ihnen befinden sich weiter innen noch 1—2 kleine Blätter, deren Entwicklung offenbar durch die Bildung der Sexualorgane gehemmt wurde. Die Zahl der Archegonien ist in kräftigen weiblichen Inflorescenzen eine grosse (30 und mehr) sie stehen auf dem verbreiterten, meist sanft gewölbten Sprossscheitel, der ausser ihnen nichts hervorbringt, als Schleimpapillen, welche letztere theils aus den Zellen der Sprossoberfläche zwischen den Archegonien, theils auch aus dem Fusse der letzteren selbst entspringen; so dass zwischen den Archegonien Schleim in reichlicher Menge vorhanden ist. Zwischen den ältern Archegonien stehen übrigens — aus nachher zu erwähnenden Gründen — jüngere. Der ganze Archegonienstand sitzt einem verhältnissmässig kleinzelligen, stärkereichen Gewebe auf, in welchem offenbar die zur Ernährung des Embryo bestimmten Stoffe zunächst gespeichert werden.

Schon aus dieser Habitusbeschreibung geht hervor, dass der Archegonienstand (und ganz ähnlich verhält sich auch der Antheridienstand Fig. 16) von *Calobryum* abweicht von dem von *Haplomitrium Hookeri*, denn bei diesem finden sich zwischen den Archegonien (und Antheridien) Blätter, welche aber theilweise schmaler sind, als die gewöhnlichen Laubblätter. Bei *Calobryum* dagegen ist in den Inflorescenzen die Blattbildung vollständig unterdrückt. Dies ergibt sich mit aller Sicherheit nicht nur aus der Untersuchung fertiger Inflorescenzen, sondern auch aus der Entwicklungsgeschichte derselben. Fig. 17 A und B stellen Querschnitte durch einen jungen Archegonienstand in verschiedener Höhe entnommen dar. Lehrreich ist besonders Fig. 17 A.,

wo die Scheitelzelle mit ihren Segmenten (die Wände sind in der Figur punktirt) deutlich hervortritt. Das jüngste Archegonium findet sich schon im zweitjüngsten Segment, also in unmittelbarer Nähe der Scheitelzelle. Es entspringt etwa in der Mitte des um diese Zeit (von oben gesehen) noch keine Theilung zeigenden Segmentes. Im drittjüngsten Segment ist neben dem ersten Archegonium ein zweites aufgetreten, im viertjüngsten steht eines auf jeder Seite des erstangelegten. Auch unterhalb dieser zwei bis drei ersten Archegonien können sich bei weiterem Wachsthum der Segmente in die Höhe weitere bilden. Bei derartigen Querschnitten ist natürlich zu beachten, dass die Archegonien auf verschiedener Höhe getroffen werden, bei einigen ist also nur der Fusstheil sichtbar, der im Jugendstadium aus vier Zellen bestehend (welche natürlich aus Theilung einer einzigen hervorgiengen) später zu einem vielzelligen Zellkörper wird. Im ganzen sind in diesem Archegonienstand 10 Archegonien resp. Anlagen von solchen vorhanden, der Theil eines Längsschnittes durch einen jungen Archegonienstand, welcher in Fig. 18 abgebildet ist, möge ausserdem verglichen werden.

Die Art der Anlegung der Archegonien (verbunden mit völliger Unterdrückung der Blattbildung) geht aus dem Gesagten hervor. Dagegen reichte das Material nicht aus zur Entscheidung der weiteren Frage, was schliesslich aus der Scheitelzelle wird. In Archegonienständen, welche zahlreichere Archegonien haben, als der oben geschilderte, und älter sind, lässt sich dieselbe noch nachweisen. In fertigen weiblichen Inflorescenzen suchte ich sie dagegen vergebens, sei es nun, dass sie als solche nicht mehr kenntlich, oder zur Archegonienbildung mit aufgebraucht, oder durch abweichende Zelltheilungen verschwunden war. Indess selbst wenn die Scheitelzelle auch in erwachsenen Archegonienständen noch erhalten, und mir bei der Untersuchung nur entgangen sein sollte, wird man in der Annahme nicht fehlgehen, dass der Sprossscheitel mit der Archegonienbildung (und ebenso ist es bei den männlichen Sprossen) sein Wachsthum abgeschlossen hat. Es ist diese Frage von In-

teresse, weil Calobryum unwillkürlich zu einem Vergleiche mit den foliosen Lebermoosen auffordert. Leitgeb hat, wie oben kurz erwähnt, zur Charakteristik seiner „Akrogynen“ zwei Thatsachen angeführt: <sup>1)</sup>).

1) Die Blattentwicklung; indem bei allen foliosen Jungermannien zugleich mit der Blattanlage auch die Halbirungswand im Segment sichtbar wird, also die Sonderung der beiden Blattlappen ausserordentlich frühe eintritt;

2) die Stellung der weiblichen Geschlechtsorgane. „Eine mehr oder minder scharfe Umgrenzung erhält man, wenn man die Art der Anlage der weiblichen Geschlechtsorgane am Sprossscheitel und dessen diesbezügliches Verhalten in Betracht zieht. Wie ich schon im zweiten Heft (pag. 44), auseinandersetzte, werden bei allen foliosen Jungermannien die Archegonien immer in den der Scheitelzelle zunächst gelegenen Segmenten angelegt, und treten in diesen vor der Blattbildung in die Erscheinung. Es liess sich ferner in vielen Fällen auf das Unzweifelhafteste constatieren, dass auch die Sprossscheitelzelle in die Archegonienbildung eintritt, und es ist wahrscheinlich, dass dies überall geschieht. Ist dieses letztere wirklich der Fall, so ist dadurch dem Längewachsthum des Sprosses ein Ziel gesetzt. Aber sollte dies auch nicht ausnahmslos stattfinden, so ist doch soviel sicher, dass der Spross, sobald er in die Archegonienbildung eintritt, sein Längewachsthum abschliesst, was übrigens auch in letzterem Falle erklärlich wird, wenn man bedenkt, dass die Anlage der Archegonien in den der Scheitelzelle zunächst liegenden Segmenten auf die normale Entwicklungsfähigkeit derselben störend einwirken muss“.

Ich habe diese Auseinandersetzung hier wiedergegeben, um so möglichst scharf hervorzuheben, dass in Bezug auf die Archegonienbildung Calobryum mit den akrogynen Lebermoosen übereinstimmt; die Archegonienbildung ist auch hier zum Scheitel vorgedrungen, die Blattbildung ist unterdrückt und (wie wir wohl als sicher annehmen dürfen) dem Längenwachsthum des

---

1) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose III. 1. ff.



Sprosses ein Ziel gesetzt. Was Leitgeb als Unterschied des Haplomitrium gegenüber den foliosen Lebermoosen bezeichnete, dass bei ersterem die Archegonien nicht an der Sprossspitze zu einer Gruppe vereinigt seien, trifft für Calobryum nicht zu. Damit soll nun nicht etwa gesagt sein, Calobryum sei entweder zu den foliosen akrogynen Jungermannieen zu rechnen, oder das Leitgeb'sche Eintheilungsprinzip aufzugeben. Dagegen spräche schon die Verwandtschaft Calobryum's mit Haplomitrium, die eine so enge ist, dass man beide auch in eine Gattung vereinigen könnte. Ferner die Blattentwicklung. Der Sachverhalt ist vielmehr der, dass ebenso wie die Entwicklung beblätterter Formen von thallosen Urformen aus mehrmals (in verschiedenen Reihen) bei den Lebermoosen stattgefunden hat, auch das „Vorrücken der Geschlechtsorgane gegen den Scheitel“ nicht nur einmal, (bei den akrogynen foliosen Jungermannieen) sondern mindestens zweimal erfolgt ist, und zwar stellt Calobryum den Endpunkt einer solchen Reihe dar, welche ich als die der Calobryaceen bezeichnen will, zu deren Gliedern zunächst nur Haplomitrium und Calobryum zu zählen sind. Nach dem obigen ist diese Verwandtschaft ohne Weiteres einleuchtend, indess möchte ich hier die Übereinstimmung und die Verschiedenheit zwischen Haplomitrium und Calobryum noch etwas eingehender darlegen, und zwar an Haplomitrium Hookeri <sup>1)</sup>, die zwei (vielleicht zusammengehörenden?) amerikanischen Arten sind zu wenig bekannt, um sie zum Vergleich herbeiziehen zu können. Zunächst sei bemerkt, dass auch bei diesem Lebermoos die Blätter an der Basis mehrschichtig sind, freilich in geringerer Ausdehnung als die von Calobryum. Da weder Gottsche noch Leitgeb davon etwas angeben, so ist es vielleicht nicht bei allen Exemplaren der Fall. Dass die Blattstellung hier nicht genau nach  $\frac{1}{3}$  erfolgt, hängt mit einer unten zu erwähnenden Eigenthümlichkeit der Scheitelzellsegmentirung zusammen.

Die wichtigsten Verschiedenheiten beider Gattungen bestehen in der Anordnung der Geschlechtsorgane. Dies geht schon dar-

---

1) Vor einigen Jahren von mir bei Rostock gefunden.

aus hervor, dass man selbst an Pflanzen, welche weit entwickelte Embryonen tragen, unschwer seitlich von dem befruchteten Archegonium den Sprossspitze wahrnehmen kann, der hier also mit der Archegonienbildung sein Wachsthum keineswegs eingestellt hat. (Fig. 28) Unterhalb desselben finden sich dann vielfach noch jüngere in Folge der Embryobildung offenbar an ihrer Weiterentwicklung verhinderte Archegonien. Dass man solche auch seitlich an der „Kalyptra“ sieht, beruht natürlich darauf, dass der Fuss des Embryo sich in das Stammgewebe einbohrt.

Dementsprechend hat nun auch der Archegonienstand selbst eine andere Gestalt. Ein Längsschnitt durch einen solchen (Fig. 29) zeigt die Stammknospe kegelförmig verjüngt, nicht wie bei *Calobryum* abgeflacht, und zwischen den Archegonien befinden sich Blätter. Dies erhellt auch aus dem Querschnitt Fig. 26. Es sind in diesem jungen Archegonienstand nur zwei Archegonien sichtbar. Eines gehört dem achten, das andere dem zehnten Segment an. Da wo die Archegonien auftreten, ist die Blattbildung im Segment insofern gestört, als nicht mehr die ganze Segmentoberfläche zur Blattbildung verwendet wird (wie dies in der vegetativen Region der Fall ist) sondern nur ein Theil derselben. Die Segmentgrenzen des 8ten Segmentes, aus welchem Archegonium A entspringt, konnten z. B. noch deutlich festgestellt werden. Es zeigte sich (Fig. 27) dass etwa die Hälfte des Segmentes zur Bildung eines Blattes, die andere zu der eines Archegoniums und einer Schleimpapille verwendet wurde. Segment 9 dagegen diente ganz der Blattbildung, ebenso 7 u. s. w. Es ist klar, dass die Blätter, welche aus archegonienbildenden Segmenten mit hervorgehen, schmaler sein werden, als die gewöhnlichen.

Haplomitrium liefert ein besonders lehrreiches Beispiel für die früher viel erörterte Frage nach der „Dignität“ der Geschlechtsorgane. Es würde doch offenbar widersinnig oder nur eine unnöthige Umschreibung des Thatbestandes sein, wenn man sagen würde: Das Archegonium habe (in dem oben geschilderten Falle) die Dignität eines halben Blattes, weil es

an Stelle eines solchen steht. Vielmehr können zur Bildung der Fortpflanzungsorgane verschiedene Theile der Vegetationsorgane beansprucht werden, ohne dass erstere aus einer Umbildung der letzteren hervorgegangen zu sein brauchen. Ich habe dies früher namentlich für die Sporangien und die (ihnen homologen) Pollensäcke und Samenanlagen nachzuweisen versucht. Wie bei *Haplomitrium* die Blattbildung theilweise durch die Archegonienbildung unterdrückt sein kann, so umgekehrt auch die Sporangienbildung zuweilen durch vegetative Bildungen. Es wurden früher <sup>1)</sup> Fälle geschildert, in denen die Sporangienbildung vollständig durch Sprossbildung auf den Sporophyllen von *Isoëtes* ersetzt war (ein Fall entsprechend der vollständigen Unterdrückung der Blattbildung durch die Archegonienbildung bei *Calobryum*) später fanden sich auch solche, bei denen das Sporangium an Grösse erheblich eingebüsst, auch seine innere Struktur nur unvollständig ausgebildet hatte, und unterhalb desselben auf dem Sporophyll eine Sprossanlage vorhanden war, also ein Fall dem bei der Archegonienbildung von *Haplomitrium* eintretenden entsprechend.

Da der Querschnitt durch den jugendlichen Archegonienstand des letzteren auch die Scheitelzelle von *Haplomitrium* zeigt, so sei hier darauf aufmerksam gemacht, dass die Theilungen hier insofern anders, als bei *Calobryum* erfolgen, als die Segmentwände nicht wie dort einander parallel sind, und so drei über einander stehende Segmentreihen erzeugen, sondern an ihrem „anodischen“ Rande vorgreifen und dadurch eine Abweichung der Blattstellung von der dreizeiligen bedingen, welche letztere bei *Calobryum* inne gehalten ist. — *Treubia* erinnert in einigen Beziehungen an die beiden hier behandelten Formen. Abgesehen von dem Besitz einer dreiseitigen Scheitelzelle sei hier erinnert an die unten mehrschichtigen Blätter, und an die Schleimpapillen die auch dort in gleicher Weise an Blätter und Archegonienständen vorkommen. Indess können diese kleinen Übereinstimmungen, denen auch bedeutende Verschiedenheiten gegen

---

1) Goebel, Ueber Sprossbildung auf *Isoëtes*blättern, botan. Zeitung 1879, pag. 1. ff.

überstehen, eine Verwandtschaft der genannten Formen noch nicht bedingen.

Was die geographische Verbreitung der Calobryaceen betrifft, so ist dieselbe eine sehr eigenthümliche.

Sie weist darauf hin, dass wir es mit einer Gruppe zu thun haben, welche die Reste einer weiter verbreiteten und formenreicheren Sippe darstellt. Calobryum ist bis jetzt nur in Java gefunden, Haplomitrium Hookeri an wenigen Stellen Englands, Skandinaviens und Norddeutschlands, auch die „Scalia andina“ von Spruce scheint in den Anden nur sehr selten zu sein, wenigstens gibt Spruce (a. u. O. pag. 532) nur zwei Standorte für dieselbe an. Es sind die Calobryeen offenbar angewiesen auf Standorte mit verhältnissmässig grosser Luftfeuchtigkeit. Ferner dürfte ihre Vermehrung hauptsächlich auf vegetativem Wege erfolgen. Wenigstens hat, von den aussereuropäischen Formen ganz abgesehen, noch niemand die Sporen von Haplomitrium Hookeri keimen sehen. Dies ist natürlich kein Beweis dafür, dass es unter günstigen Bedingungen nicht dennoch geschieht — man denke nur an die Lycopodiumsporen — aber es dürfte doch selten der Fall sein. Meine Aussaatsversuche waren resultatlos. Das europäische Haplomitrium Hookeri aber, welches unter der Lebermoosvegetation dieses Erdtheils ebenso fremd dasteht, wie die an einigen Stellen Nordeuropa's vorkommende Physotiumart und Colura calyptrifolia oder die wenigen Hymenophyllen unter der Farnvegetation ist wohl ein Ueberbleibsel der präglacialen Lebermoosflora, die wir jetzt noch in den Tropen reicher vertreten finden.

## FIGURENERKLÄRUNG.

Fig. 14. Pl. II. — 25 Pl. III.

*Calobryum Blumii* Nees.

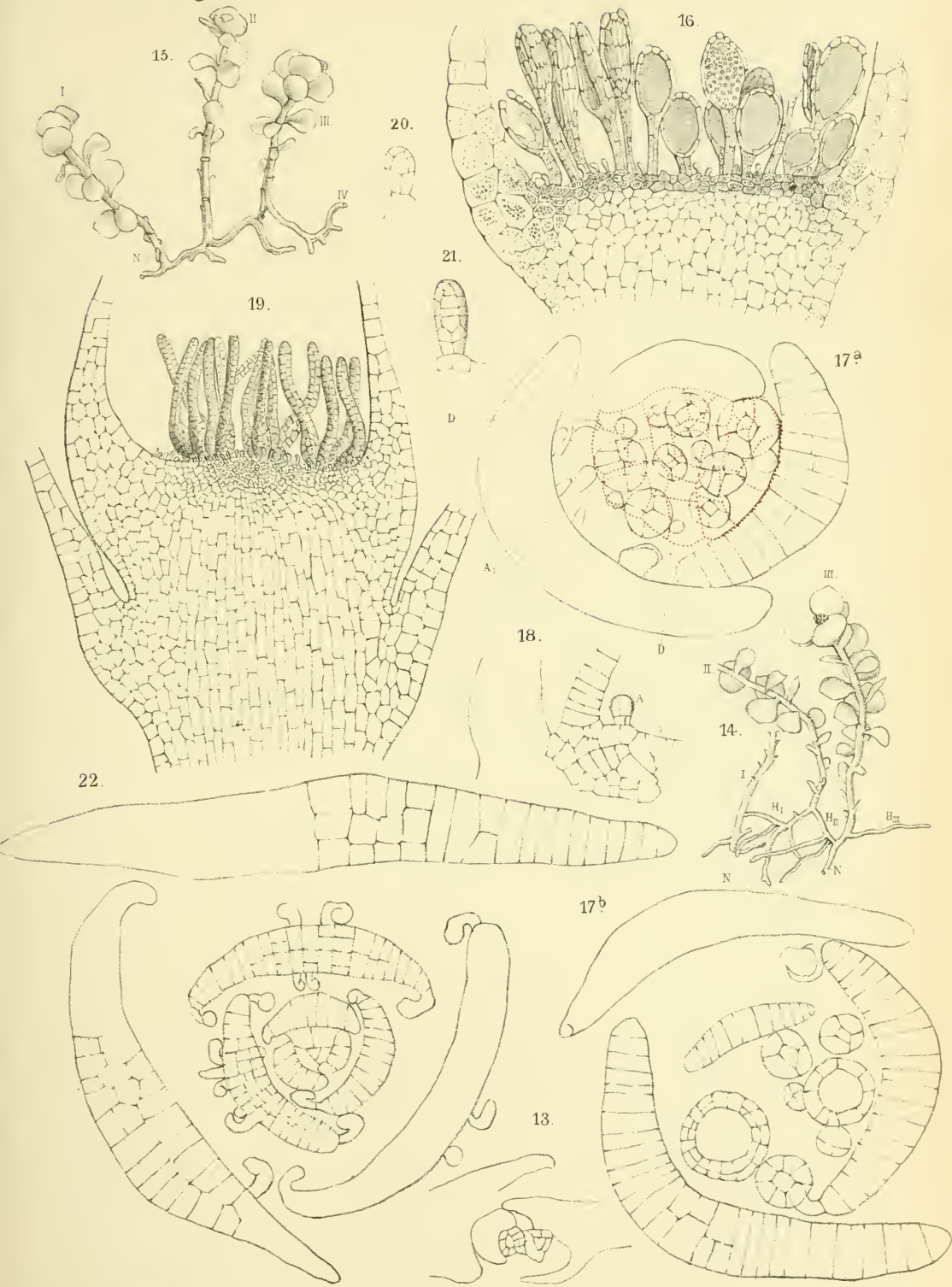
Fig. 14 und 15. Habitusbilder in natürlicher Grösse. H. Ausläufer, deren untere Enden sympodial verkettet sind, während die oberen zu den blühenden

Sprossen II. III. IV. werden. N. Nebenausläufer.

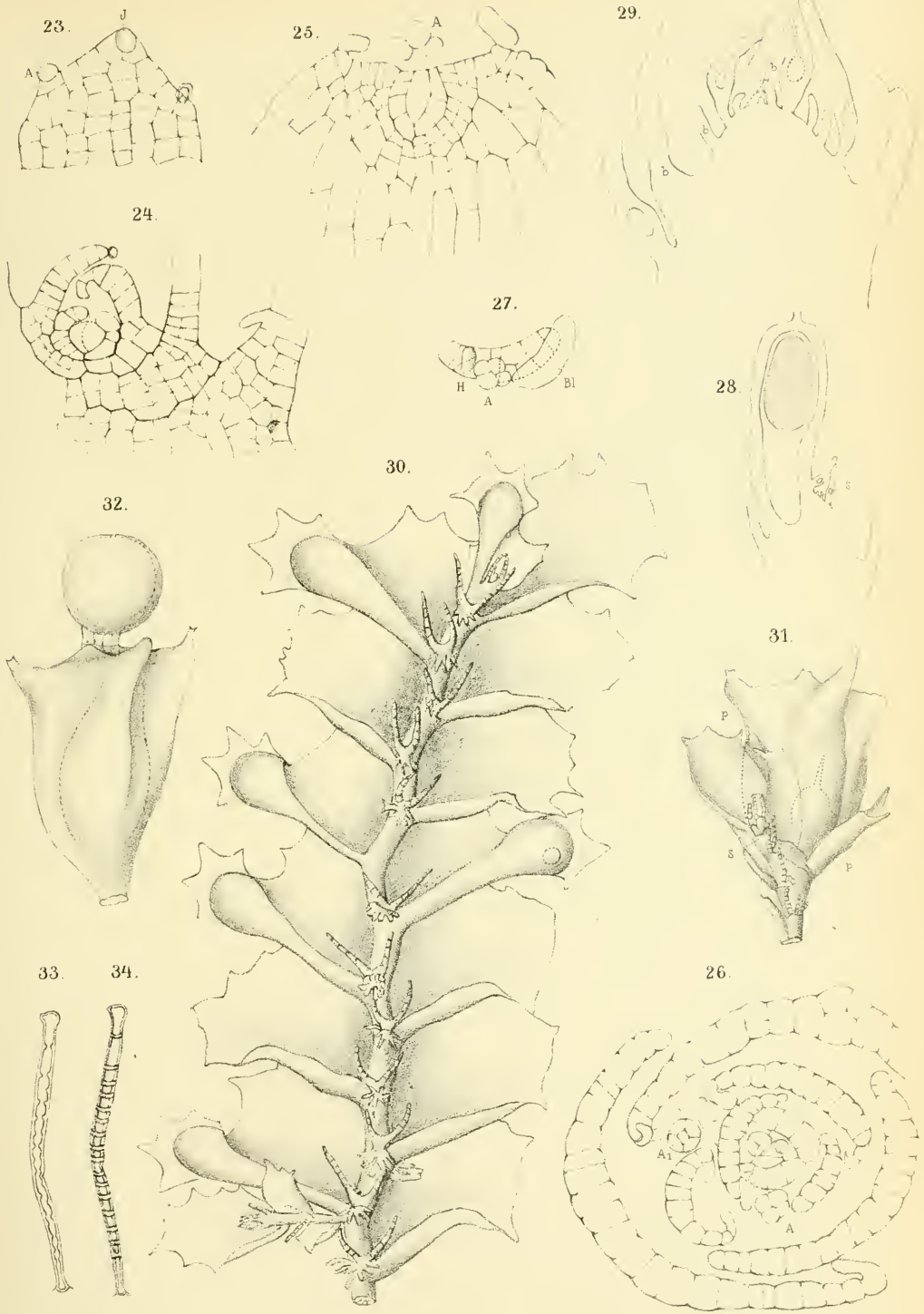
Fig. 16. Längsschnitt durch einen Antheridienstand.

Fig. 17. A und 17 B. Querschnitt durch einen und denselben Archegonienstand, A. tiefer als B. Die Segment-













grenzen in A. und die von oben sichtbaren Theilungswände sind punktiert.

**Fig. 18.** Theil eines Längsschnittes durch den äusseren Theil eines jungen Archegonienstandes. A Archegonienanlage, 3 Scheitelzelle.

**Fig. 19.** Längsschnitt durch einen Archegonienstand, schwächer vergrössert.

**Fig. 20.** Junges Antheridium im opt. Durchschnitt.

**Fig. 21.** Junges Archegonium von aussen.

**Fig. 22.** Querschnitt durch eine Stammspitze.

**Fig. 23.** Flächenansicht eines jungen Blattes.

**Fig. 24.** Längsschnitt durch einen beblätterten Spross.

**Fig. 25.** Längsschnitt durch einen Rizanspross.

**Fig. 26—28.** *Haplomitrium Hookeri*.

**Fig. 26.** Querschnitt durch einen jungen Archegonienstand.

**Fig. 27.** Das Segment (mit der Insertion des Archegoniums) stärker vergrössert. Bl. Blattfläche (quer durchschnitten, A Archegonium, H Schleimpapille)

**Fig. 28.** Längsschnitt durch ein befruchtetes Archegonium, welches ein fast reifes Sporogonium umschliesst. Rechts die Stamknospe. (s)

**Fig. 29.** Längsschnitt durch einen Archegonienstand, b Blattlängsschnitte.

## 3. COLURA ORNATA. GOEB.

Im ersten Theil dieser „Studien“ wurde die Blattbildung eines der eigenthümlichsten aller Lebermoose, der Gattung Colura geschildert <sup>1)</sup>. Es wurde das Vorhandensein dieser Gattung in Java an einem kleinen dort gefundenen Fragmente festgestellt, und darauf hingewiesen, dass die sackförmig gestalteten Blattheile hier (wie bei Physiotium-Arten) durch eine Klappe verschlossen sind. Unter den Lebermoosen welche Herr Dr. Karsten für mich, mit besonderem Augenmerk auf etwaige Colura-Arten, in Java zu sammeln die Güte hatte, fand sich nun eine ausgezeichnete Art, welche mit keiner der bisher bekannten übereinstimmt. Ich bezeichne dieselbe als Colura ornata, und gehe hier um so lieber auf dieselbe näher ein, als das bei Depok gesammelte Material Gelegenheit bot, die Entwicklungsgeschichte zu untersuchen, und so die früher gegebene Darstellung zu vervollständigen.

Colura ornata lag in einem, einem Blatte dicht angehefteten Rasen vor, es ist diese Art also ebenso eine epiphytische, wie die übrigen, welche — wie Lejeunea — zu den vorzugsweise blattbewohnenden Epiphyten gehören. Von den andern Arten unterscheidet sie sich sofort durch die zierlich gebuchteten Blätter, ferner dadurch, dass der für Colura charakteristische, mit einer Klappe verschlossene Wassersack nicht (wie bei C. calyptrifolia, corynephora und tortifolia, vergl. die Schilderungen und Abbildungen a. a. O.) die Blattspitze einnimmt, sondern überragt wird von einer, ebenfalls gebuchteten Zellfläche, einem Kamme, auf dessen Vorhandensein auch die Artbenennung hindeuten soll. (Vgl. Pl. III, Fig. 30; Pl. IV, Fig. 35).

Sowohl auf dem Baumblatte, welchem angedrückt der Colura-Rasen wuchs, als auch auf den Blättern dieses Lebermooses selbst fanden sich zahlreiche keimende Sporen, welche gestat-

---

1) Ann. VII, pag. 38 ff.

teten die Entwicklung von Anfang an zu verfolgen. Eine eingehendere Beschreibung derselben wird um so weniger überflüssig sein, als, abgesehen von der a. a. O. gegebenen Darstellung des Blattbaues Colura nur sehr unvollständig bekannt ist. Dies zeigt z. B. auch die Beschreibung der Blattbildung in Spruce's oben erwähntem Werke über die Lebermoose des Amazonasstromes und der Anden. Spruce stellt Colura (a. a. O. pag. 80, 303) noch zu Lejeunea, sie bildet bei ihm die Unterabtheilung Coluro-Lejeunea und wird folgendermassen charakterisirt. „Cum Diplasio-Lejeunea convenit foliolis duplicatis, differt foliis lobo inferiore (nec superiore) majore, apice elongato in clavam cornuve convoluto, marginibus superne vel liberis vel connatis ideoque sacculum verum efformantibus“. Dass diese Beschreibung des Zustandekommens des Sackes nicht richtig sein kann, war schon nach dem früher Mitgetheilten zu vermuthen; auch die Angabe über die Perianthiumform (perianthia campaniformia, superne 5-carinata) trifft unter den mir bekannten Arten nur für *L. calyptrifolia* zu, die in Java bis jetzt gefundenen Formen *C. ornata* und *corynephora* haben ein oben dreikantiges Perianth, unterscheiden sich also darin von den südamerikanischen Arten *C. tortifolia* und *sagittistipula*, sowie der in Europa (angeblich auch in Cuba) vorkommenden *C. calyptrifolia*. Die letztere auf wenige Standorte in England und Nordfrankreich beschränkt, dürfen wir wohl (ebenso wie dies oben für *Haplomitrium* und *Physiotium conchaefolium* vermuthet wurde), als Ueberbleibsel aus den Zeiten betrachten, in welcher Lebermoosformen, die jetzt fast ausschliesslich auf die Tropen beschränkt sind, weiter verbreitet waren, denn ein Transport der Sporen auf so weite Entfernung ist doch wohl ausgeschlossen. In den Tropen dürfte die Verbreitung und der Artenreichthum dieser merkwürdigen Gattung grösser sein, als bisher angenommen wurde. (Eine ausgezeichnete weitere neue Art aus dem malaiischen Archipel soll anderwärts beschrieben werden).

Beginnen wir mit der Keimung, so sei zunächst an *Lejeunea* erinnert, für welche ich früher den Keimungsvorgang kurz ge-

schildert habe <sup>1)</sup>. Es bildet sich aus der Spore eine mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsende Zellfläche, und die junge Pflanze geht aus der Scheitelzelle des Vorkeims hervor.

Die ersten Keimungsstadien von *Colura ornata* stimmen mit denen von *Lejeunea* überein. Das gedehnte Exospor umhüllt den Vorkeim noch wenn derselbe bereits zu einer Zellfläche geworden ist. Die ziemlich lang gestreckte Spore wird zunächst durch eine Querwand getheilt. Es bildet sich dann — durch Theilungen, welche ohne weitere Beschreibung aus den Figuren 44—49 ersichtlich sein werden — eine aus zwei neben einanderliegenden Zellreihen bestehende Zellfläche, deren hinteres Ende häufig spitz ausgezogen ist (Fig. 45). Eine zweischneidige Scheitelzelle ist an dem, (den meisten *Lejeunea*arten, deren Vorkeim mir bekannt geworden ist, gegenüber) kleinen Vorkeim nicht, oder doch jedenfalls nur ausnahmsweise vorhanden. Das junge Pflänzchen entsteht nahe dem Vorderende des Vorkeims, indem sich am Rande eine dreiseitige Scheitelzelle bildet, in einigen Fällen schien der dreiseitigen Segmentirung eine zweiseitige vorherzugehen, was dann mit *Lejeunea* übereinstimmen würde. Der Vorkeim von *Colura* stimmt also mit den ersten Entwicklungsstadien desjenigen von *Lejeunea* überein (ganz ähnliche Bilder wie Fig. 44, 45, 46 kommen z. B. bei der Keimung von *Lejeunea serpyllifolia* vor) zeigt aber nicht — oder doch nur selten — das eigenartige Weiterwachsen des letzteren. Wir können uns leicht vorstellen, wie von einer Vorkeimform aus, wie *Colura* sie aufweist, einerseits — bei gleichmässigem Wachsthum und dementsprechender Zelltheilung — die kuchenförmige Vorkeimform von *Radula*, andererseits — durch Auftreten einer zweischneidigen Scheitelzelle — die von *Lejeunea* sich entwickelte. Dass übrigens diese Vorkeime von fadenförmigen abzuleiten sind, wurde a. o. O. nachzuweisen versucht.

Die Sporen sind die einzigen bei *Colura ornata* aufgefundenen Vermehrungsorgane. Brutknospen, wie sie früher für die andern

---

1) Ueber die Jugendzustände der Pflanzen, Flora 1889 pag. 16, Pflanzenbiologische Schilderungen I, pag. 162.

Colura-Arten nachgewiesen wurden, (in einer Ausbildung, welche mit den für eine Anzahl Lejeunea-Arten geschilderten übereinstimmt) fehlen hier.

An den Keimpflanzen ist die Gestaltung der Primärblätter eine sehr einfache. Das erste Blatt des in Fig. 51 abgebildeten Keimpflänzchens besteht z. B. aus drei Zellen, von denen zwei dem Oberlappen, eine dem Unterlappen des Blattes entsprechen. Der letztere tritt gegen den ersteren stets sehr zurück, und ist an den ersten Blättern zunächst kaum erkennbar. Jedoch ist er gekennzeichnet durch eine (jedenfalls schleimabsondernde) Papille, welche er im Jugendstadium an der Spitze trägt.

In den Figuren ist die letztere mit B, die Spitze des Blattoberlappens mit A. bezeichnet, Amphigastrien und sackförmige Blätter treten erst später auf. Auch die letzteren sind zunächst einfacher gestaltet als an der erwachsenen Pflanze. Dies zeigt z. B. Fig. 36, welche das erste Schlauchblatt (das vierte Seitenblatt) einer Keimpflanze darstellt.

Es besitzt dasselbe einen nur wenig hervorragenden, nicht gebuchteten Kamm, ferner ist die nach unten gekehrte Mündung des Schlauchblattes einfach offen, während sie bei den späteren Schlauchblättern denselben eigenthümlichen Klappenverschluss besitzt, wie er früher für die andern Colura-Arten beschrieben wurde. Und zwar stimmt Colura ornata in Bezug auf den Rahmen, auf welchem die Klappe ruht, mit C. tortifolia überein. Wie bei dieser Art springt nämlich nicht nur eine Reihe von Zellen der Schlauchunterseite an dem Eingang in den Schlauch über die anderen vor, sondern diese Zellen treiben auch schwanzförmige, theilweise über die angrenzenden Zellen sich hinlegende Fortsätze, so dass dadurch der Rahmen entsteht, welchem die Klappe aufliegt. (vgl. Fig. 43).

Die Entwicklung des Blattes konnte an den früher untersuchten Arten der Beschaffenheit des Materials wegen nicht gehörig verfolgt werden. Bei Colura ornata ergab sich Folgendes: Leitgeb hat bekanntlich nachgewiesen, dass bei allen anakrogynen Lebermoosen frühe schon eine Zweitheilung des Blattes auftritt, dessen eine Hälfte sich zum Unterlappen gestaltet,



während die andere zum Oberlappen wird. Diese Zweitheilung kann in der weiteren Entwicklung des Blattes wieder verwischt werden.

Auch bei der vorliegenden Art sind Blattober- und Unterlappen anfangs deutlich von einander gesondert (Fig. 37, 38, 40) und zwar ist, wie oben schon erwähnt, die Spitze des Unterlappens durch eine ihr aufsitzende Keulenpapille gekennzeichnet (ausserdem befindet sich sowohl an der Basis des Ober- als des Unterlappens noch eine schleimabsondernde Papille) während die des Oberlappens von einer zweischneidigen Scheitelzelle eingenommen wird. Der Unterlappen ist gegen den Oberlappen eingefaltet. Würde nun aus dieser Anlage ein Blatt von der Form wie bei *Lejeunea* entstehen, so geschähe dies dadurch, dass der Oberlappen sich frei entwickelte und noch bedeutend heranwüchse, während der gegen den Oberlappen eingefaltete Unterlappen blasig aufgetrieben mit ersterem zusammen den — meist krugförmigen — Wassersack darstellen würde.

Bei *Colura* ist die Entwicklung eine andere. Der Unterlappen rollt sich hier zwar ebenfalls gegen den Oberlappen ein, bildet aber nicht mit demselben den Wassersack, sondern vielmehr nur die auf den letzteren zuführende enge Röhre. (vgl. das Habitusbild Fig. 30). Der Sack selbst dagegen entsteht durch gesteigertes Flächenwachsthum einer fast ganz dem Blattoberlappen angehörigen Partie des Blattes. Dieselbe liegt unterhalb des oberen Blattrandes, und ist in Fig. 40 mit S. bezeichnet. Dadurch wird, ganz ähnlich wie dies früher für die „auriculae“ von *Polyotus* dargelegt wurde, das Blatt (und zwar hier in seinem oberen Theile) kapuzenförmig. Wie bei *Polyotus* (vgl. a. a. O. Pl. IV. Fig. 22) die ursprüngliche Spitze an das untere Ende des kapuzenförmig gewordenen Blattrandzipfels zu liegen kommt, so werden auch bei *C. ornata* die Punkte A. und B. — die Spitzen der beiden Blattlappen — durch das Flächenwachsthum der hinter ihnen gelegenen Blattpartie aus ihrer ursprünglichen Lage gebracht und kommen an den tiefsten Punkt des Wassersacks, an seinen Eingang zu stehen (Fig. 40, 41). Dort erkennt man noch später die Keulenpapille des Blattunterlappens.



Diejenige Zelle, welche ursprünglich die Spitze des Blattoberlappens einnahm, sowie einige der ihr angrenzenden Randzellen zeichnen sich den Nachbarzellen gegenüber durch ihre beträchtlichere Grösse aus, und sind deshalb auch später noch kenntlich.

Vergleichen wir mit der soeben geschilderten Entstehungsgeschichte des Wassersackes die frühere, von Spruce wiedergegebene Auffassung (vgl. oben) so ergibt sich deren Unhaltbarkeit. Weder ist der untere Blattzipfel der grössere, noch bildet er den Wassersack, noch kommt der letztere durch ein „Zusammenrollen“ zustande, eine Vorstellung, welche offenbar durch die Analogie von *Lejeunea* veranlasst wurde. — Kehren wir zu der Entwicklung der Wassersäcke zurück, so ist aus den Figuren 38, 39, 40, 41 ersichtlich, dass der dem Wassersacke aufsitzende Kamm — der scheinbar am fertigen Blatte dessen oberen Rand darstellt — frühe schon als Auswuchs entsteht, dadurch, dass eine Zellreihe über die andere hinauswächst. Da sich dieselbe an den freien Rand des Blattoberlappens ansetzt, so kommt der eben angeführte Schein zu Stande, als ob die aus ihr hervorgegangene Zellfläche zur ursprünglichen Blattfläche gehöre. Wie die zackigen Ausbuchtungen entstehen, wird ohne weitere Beschreibung aus den Abbildungen ersichtlich sein.

Die Klappe, welche den Eingang des Wassersackes verschliesst, entsteht aus einer Randzelle des Blattunterlappens, und zwar aus derjenigen, welche der papillentragenden (später durch eine Längswand getheilten) unmittelbar angrenzt. Diese Zelle wächst über die andere hervor, auf die Öffnung des Wassersacks zu, und segmentirt sich als zweischneidige Scheitelzelle (vgl. Fig. 42, 39). Es ist nicht zu bezweifeln, dass — abgesehen von der für *C. ornata* charakteristischen Kambildung — die Entwicklung der Schlauchblätter bei anderen *Colura*-Arten ebenso verläuft, wie sie hier geschildert wurde. Dafür sprechen die früher (a. a. G. pag. 43) von mir mitgetheilten Angaben, sowie meine diesbezüglichen nicht veröffentlichten Zeichnungen für *Colura calyptrifolia*.

Aus dem Habitusbilde Fig. 30 geht übrigens hervor, dass nicht wenige Blätter ohne Wassersäcke sind. Dann tritt besonders deutlich hervor, dass der Blattunterlappen sehr viel kleiner ist, als der Oberlappen, er ist dann einfach gegen den letzteren eingeschlagen. Diese Blattform kommt zu Stande durch ein Stehenbleiben auf früherer Entwicklungsstufe unter beträchtlichem Wachsthum. Sie entspricht derjenigen von *Lejeunea*, wenn wir uns den Unterlappen, statt röhrenförmig, sackförmig denken, so dass also die Wassersackbildung bei *Colura* nach dem Obigen eine andere ist, als die von *Lejeunea*. Diese Thatsache spricht mit für die generische Trennung beider.

Die Seitenäste stehen an der ventralen Insertion von Oberblättern, und hier stehen auch die Äste welche die Sexualorgane tragen. Die weiblichen bringen nach einigen Blättern ein einziges terminales Archegonium hervor. Das Perianth (Fig. 32) ist in seinem oberen Theile dreikantig, und zwar liegen zwei der Kanten nahezu in einer Ebene, die Kanten enden oben in einer zweizähnigen Spitze.

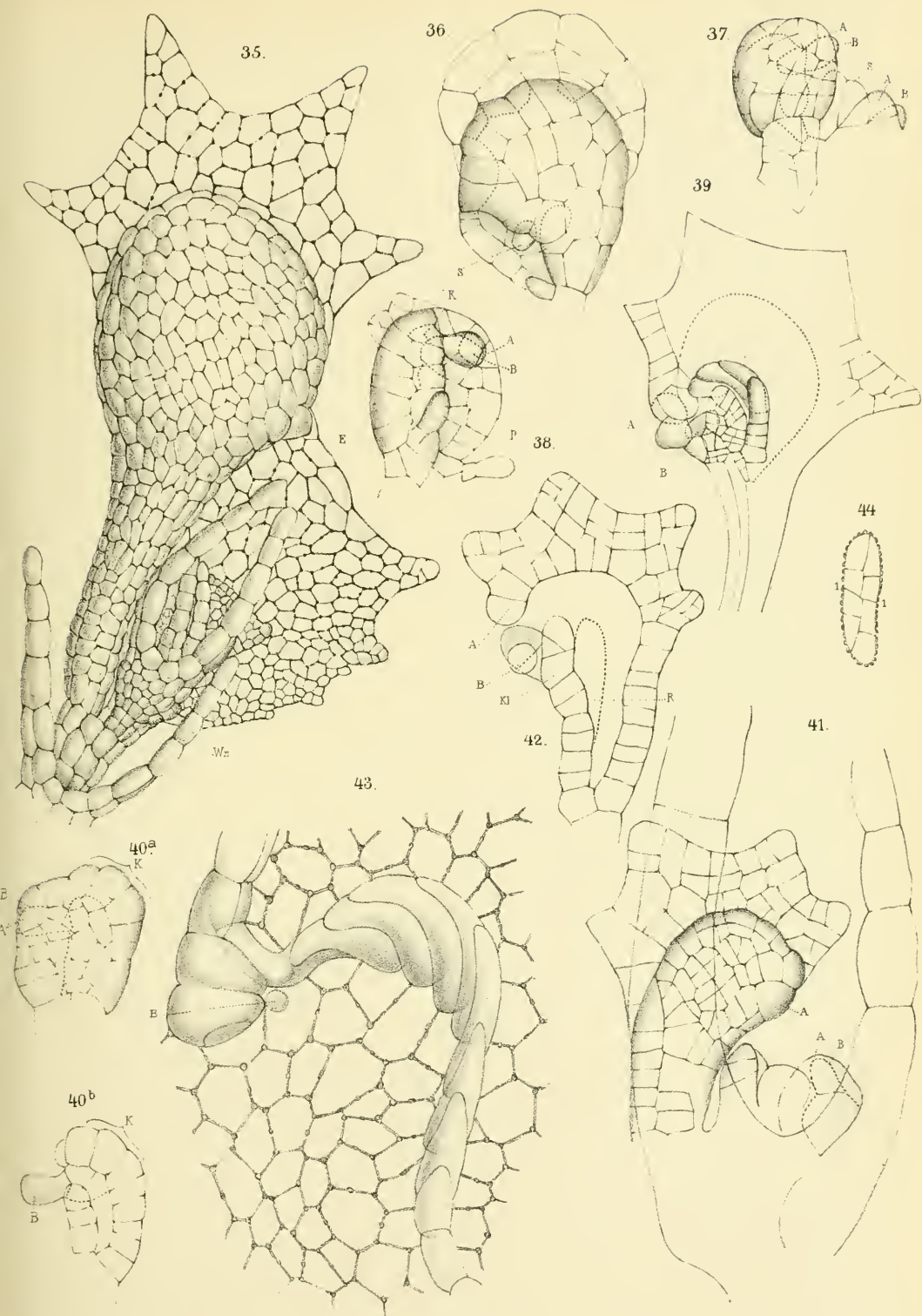
Von den Perichaetialblättern hat das eine einen frühe schon angelegten Seitenspross an seiner Basis, welcher entweder zu einem vegetativen oder, — seltener — wieder zu einem archegonientragenden Sprosse auswächst. Das Perianth hat eine Höhe von etwa 1<sup>mm</sup>. und der Stiel des Sporogoniums ragt nur sehr wenig über dasselbe hervor. Daraus erklärt sich wohl, warum man die Sporen, auf und in nächster Nähe der fertilen Pflanzen antrifft; eine Verbreitung derselben auf grössere Entfernung wird wohl hauptsächlich durch den Regen bewirkt werden.

Characteristisch gestaltet sind die Elateren (Fig. 33, 34). Sie sind oben an den Rändern der vier Kapselklappen angeheftet, am Ende erweitert und mit ringförmigen Verdickungen <sup>1)</sup> versehen, sie weichen dadurch von den sonstigen, mit spiralförmigen Verdickungen versehenen Elateren ab. Die Kapsel springt etwa bis  $\frac{2}{3}$  auf.

Auf den Bau der Antheridienäste braucht nicht näher ein-

---

1) Ob die Ringe vollständig oder unvollständig sind wurde nicht näher untersucht.





gegangen zu werden. Denn z. B. die Thatsache, dass die kahnförmigen Hüllblätter der Antheridien den Unterschied zwischen Blatt- Ober- und Unterlappen viel weniger zeigen, als die vegetativen ist eine auch bei anderen Gattungen verbreitete. Die Amphigastrien von den Antheridienästen sind klein und entbehren die zwei langen Zipfel die für die Amphigastrien der vegetativen Äste charakteristisch sind. Dasselbe gibt auch für das letzte Amphigastrium des kurzen weiblichen Astes. Offenbar ist es eine Hemmungsbildung.

Zur Vervollständigung der Art-Charakteristik sei schliesslich noch erwähnt, dass die Blattzellen in den Ecken und auf den Seitenwänden Verdickungsleisten besitzen, wornach also Spruce's Bemerkung (in der Gattungs-Charakteristik) „cellulae leptodermes“ einzuschränken sein wird.

---

### FIGURENERKLÄRUNG.

---

*Colura ornata*. Pl. III. Fig.

30 — Pl. IV. Fig. 52.

**Fig. 30.** Habitusbild eines Sprossendes von unten; vergr.

**Fig. 31.** Weiblicher Ast mit dem Perianth (das Sporogon noch in demselben eingeschlossen) links ein Seitenspross.

**Fig. 32.** Perianth aus welchem das Sporogonium hervorgetreten ist.

**Fig. 33 und 34.** Elateren, in Oberansicht und im optischen Durchschnitt.

**Fig. 35—43.** Blattentwicklung A. bezeichnet immer die Spitze des Ober-, B. die des Unterlappens.

**Fig. 35.** Stammspitze mit noch nicht ausgewachsenem Blatt, der Flügel rechts ist noch meristematisch. (Dr. Giesenhagen del.)

**Fig. 36.** Erstes Schlauchblatt einer Keimpflanze mit noch ungetheiltem Kamme.

**Fig. 37, 38.** Junge Schlauchblätter, von oben und von unten, h. Schleimpapille.

**Fig. 39.** Alteres Schlauchblatt, theilweise im optischen Durchschnitt gesehen, Entwicklung der Klappe.

**Fig. 40a und 40b.** Junges Schlauchblatt von oben und von unten.

**Fig. 42.** Alteres Stadium (jünger als das in Fig. 39 abgebildete) im optischen Durchschnitt, Klappe noch sehr jung.

**Fig. 43.** Ansicht des Rahmens (welchem die Klappe aufliegt) von innen.

**Fig. 44—47.** Aus der Sporenkeimung hervorgegangene Vorkeime. Das Exospor (nur ausnahmsweise angedeutet) ist stark gedehnt. X in Fig. 47 wahrscheinlich die zur Sprossscheitelzelle werdende Zelle.

**Fig. 48, 50, 51.** Vorkeime mit jungen Pflanzen, u. in Fig. 51 ein beschädigtes Blatt.

**Fig. 52.** Erstes Blatt einer Keimpflanze der Unterlappen einfach gegen den Oberlappen eingeschlagen.

---



## 4. EINE JAVANISCHE PLAGIOCHILA MIT WASSERSÄCKEN.

Pl. IV. Fig. 53.

Im ersten Abschnitt dieser Studien (Annales Vol. VII, pag. 21 ff.) wurden für eine Anzahl beblätterter Lebermoose Organe beschrieben, welche nach dem dort Mitgetheilten als kapillare Wasserbehälter aufzufassen sind. Es sei hier erinnert an die Gattungen *Lejeunia*, *Colura*, *Phragmicoma*, *Frullania*, *Radula*, *Physotium* u. a., sowie an einige weitere später von mir geschilderte Fälle <sup>1)</sup>; dass damit die Mannigfaltigkeit dieser Bildungen voraussichtlich nicht erschöpft sein werde, wurde ausdrücklich hervorgehoben (a. a. O. pag. 44).

Wenn ich hier einen weiteren derartigen Fall anführe (andere weniger ausgesprochene möchte ich ohnedies übergehen) so geschieht es nicht einer einfachen Häufung der Beispiele wegen, sondern desshalb, weil es mir von Interesse scheint, dass es eine grosse Lebermoosgattung gibt, deren meisten Arten die Wassersäcke fehlen, während sie bei einigen in ausgezeichneter Weise auftreten (vgl. auch das früher a. a. O. pag. 47 für *Jungermannia curvifolia* Angegebene). Est ist dies die Gattung *Plagiochila*, welche in der nördlichen gemässigten Zone nur spärlich vertreten in den Tropen und Subtropen dagegen formenreich auftritt. So zählt z. B. Gottsche <sup>2)</sup> allein aus Mexiko 69 Arten auf, eine Zahl, die von Vollständigkeit natürlich ebensoweit entfernt ist, als die 46 javanischen von C. M. van der Sande — Lacoste in seiner Synopsis hepaticarum javanicarum aufgeführten Arten. Die tropischen *Plagiochilen* zählen zu den stattlichsten der waldbewohnenden Lebermoose; sie kommen theils mit anderen Moosen auf Baumstämmen (lebenden und abgestorbenen) theils auf der Erde vor; blattbewohnende Arten, wie sie bei *Lejeunia* so reichlich vertreten sind, habe ich in Java nie getroffen.

---

1) Pflanzenbiologische Schilderungen I. pag. 177. ff.

2) De mexikanske Levermosser efter Prof. Liebmanns Samling beskrevne af Dr. C. M. Gottsche (Vidensk. Selsk. Skr. 5. række 6. Bd.).



Die hier zu besprechende Art gehört zu der in der Synopsis hepaticarum von Gottsche, Lindenberg und Nees von Esenbeck als „cucullatae“ bezeichneten Unterabtheilung der adiantoiden Plagiochilen. Ausgezeichnet ist dieselbe (vgl. a. a. O. pag. 23 und 39) durch „folia basi ventrali reflexa et plerumque in cucullum convoluta, ciliata.“ Aus dieser Abtheilung werden von Sande-Lacoste 2 javanische Arten aufgeführt. Ich vermag nicht mit Sicherheit anzugeben, ob die in Fig. 53 abgebildete Plagiochila mit Plag. blepharophora Nees übereinstimmt. Die Pflanzen (von Herrn Dr. Karsten gesammelt) waren leider steril, trugen aber reichlich Archegonien. Der Archegonienstand ist terminal, und da unterhalb desselben zwei Innovationssprosse sich finden, so kommt die Archegoniengruppe in eine Gabelung zu stehen. Die Hauptsprosse waren mittelst zahlreicher Haarwurzeln der Oberfläche eines todtten Zweiges angeschmiegt, von ihnen aus erheben sich frei die mit Archegonienständen endigenden Sprosse. Die länglich eiförmigen Blätter sind am Rande mit Wimperzähnen versehen, wie dies auch bei Pl. blepharophora der Fall ist. Nur heisst es von dieser „foliis circa apicem margineque ventrali dentato-ciliatis“, während bei der vorliegenden Art die Wimpern — wenngleich in etwas schwächerer Ausbildung auch auf dem Dorsalrand vorhanden sind.

Vielleicht erklärt sich die Differenz aus der Thatsache, dass Blätter und Wimperzähne hier leicht abbrechen.

Ein Blick auf die Abbildung genügt nun, um zu zeigen, dass Wassersäcke hier in typischer Form vorhanden sind. Sie kommen durch Umrollung des ventralen Blattrandes zu Stande, sind bauchig aufgetrieben und einigermaßen denjenigen von *Lejeunia* ähnlich. Thiere habe ich nur in seltenen Fällen in ihnen bemerkt.

Auch aus den Flächen der Wassersäcke entspringen kleine Wimperzähne, und erwähnt sei, dass die vorliegende Plagiochila Art zu denjenigen gehört, bei denen aus der Blattfläche oft zahlreiche Adventivsprosse (ohne Vermittlung eines Vorkeims) entspringen.

Ohne Zweifel werden ähnliche Verhältnisse betreffs des Vor-

handenseins und der Bildung von Wassersäcken bei andern „cucullaten“ Plagiochila-Arten vorhanden sein. Dies zeigt mir z. B. ein Fragment der columbischen Plagiochila curvifolia Iack, welches ich der Freundlichkeit dieses Autors verdanke. Indess war ich nicht im Stande, mich an dem kleinen Stückchen über die Wassersackbildung genauer zu orientiren. Es mag deshalb gestattet sein, diese Abtheilung fernerer Untersuchung zu empfehlen. Jedenfalls bietet sie ein Beispiel dafür, wie weit verbreitet unter den foliosen Formen die Bildung capillarer Wasserbehälter ist und wie dieselbe in Beziehung zu den äusseren Lebensbedingungen steht.

---

#### FIGURENERKLÄRUNG.

Pl. IV. Fig. 53.

---

Ein Stück der im Texte beschriebenen Plagiochila Art von der Unterseite, stark vergr.; das linke Blatt nicht vollständig gezeichnet, A eines der Amphigastrien.

---

## 5. „KURZIA CRENACANTHOÏDEA“.

(Pl. IV. Fig. 54, 55, 56).

Schon bei anderer Gelegenheit habe ich kurz darauf hingewiesen, dass die mit dem oben angeführten Namen bezeichnete <sup>1)</sup> und von v. Martens <sup>2)</sup> als Alge betrachtete javanische Pflanze in Wirklichkeit ein Lebermoos ist; wie sich bei jeder eingehenden Untersuchung sofort herausstellen muss. Wenn ich hier etwas näher auf dieselbe eingehe, geschieht es namentlich deshalb, weil sie einen neuen Fall bietet für die bei den foliosen Lebermoosen offenbar weiter verbreitete Erscheinung, dass die Blätter an den vegetativen Sprossen rudimentär, an den Sexualsprossen dagegen wohl entwickelt sind. Ich habe als Beispiel dafür früher *Zoopsis argentea* näher geschildert <sup>3)</sup>, von nicht javanischen Beispielen dieser Art wäre hier Spruce's *Arachniopsis* <sup>4)</sup> zu nennen: kleine äusserlich confervenähnliche Pflänzchen, deren haarförmige „Blätter“ aus einer einzelnen oder einer gegabelten Zellreihe bestehen, während sie an den Sexualästen zu wirklichen Zellflächen sich gestalten.

Was *Kurzia* betrifft, so wurde dieselbe zuerst von Kurz in Java gesammelt, „als Landalge im westlichen Java zwischen Tjibodas und Tjiburum in den Aushöhlungen an dem Fusswege auf dem hohen Vulkan Pangerango (soll wohl heissen „nach dem Pangerango“ G.) ohngefähr 4500 Fuss über dem Meere, das Innere dieser Höhlen mit einem dicht verwobenen grünen Teppich überziehend, ohne anderes Wasser, als das durch die Decke der Höhlung bis zu ihr durchsickernde.“ Ohne Zweifel ist die Pflanze in Java indess weiter verbreitet. Dass es sich, trotz des confervenähnlichen Habitus (vgl. Fig. 54. Pl. IV) um ein

---

1) Flora 1889, pag. 15.

2) *Kurzia crenacanthoïdea* eine neue Alge von Dr. v. Martens, Flora 1870, pag. 417. Bezüglich der *Crenacantha orientalis*, mit welcher nach v. Martens Meinung *Kurzia* eine auffallende (in Wirklichkeit nicht vorhandene) Ähnlichkeit haben soll vergl. Hansgirg in Flora 1889, pag. 56.

3) Annales VII, pag. 62 ff.

4) A. a. O., pag. 354.

Lebermoos handelt, zeigt sich sofort bei genauerer Untersuchung, wobei bemerkt sei, dass ich ausser in Java durch Dr. Karsten gesammelten Exemplaren auch Martens'sche Original-exemplare aus dem im Marburger Institut befindlichen Zeller'schen Herbar untersucht habe. Es sind drei Blattreihen vorhanden, von denen v. Martens nur die seitlichen gesehen hat, während er die Amphigastrien nicht erwähnt. (vgl. Pl. IV. 55).

Die Seitenblätter besitzen keine Blattfläche. Sie bestehen aus drei (an schwächtigen Sprossen aus zwei) Zellreihen welche an der Basis zusammenhängen (vgl. Fig. 55. Pl. IV). Die oberste Zellreihe ist die kürzeste die mittlere gewöhnlich die längste. Es entsprechen wohl zwei der Zellreihen dem Blattoberlappen, eine dem Blattunterlappen. Gelegentlich findet man eine untere Zelle eines oder zweier der drei Zellreihen durch eine Längswand getheilt, und so die Bildung einer Blattfläche angedeutet. Die Amphigastrien sind gewöhnlich klein und unscheinbar, nur aus vier Zellen bestehend, indem die in Fig. 55 oben noch sichtbaren Endzellen der beiden Zellreihen frühe zu Grunde zu gehen pflegen. Zuweilen entwickeln sich die Amphigastrienzellreihen aber zu ähnlicher Form und Grösse wie die der Seitenblätter.

Die Verzweigung ist eine überwiegend seitliche. Vegetative Ventralsprosse sind ziemlich selten, dagegen sind die Sexualsprosse ausschliesslich ventrale. An dem von mir untersuchten Material fanden sich nur weibliche Sexualzweige (Fig. 56) hier traten, wie schon oben erwähnt, auch wohl entwickelte, am Rande zerschlitzte Blätter auf.

Trotzdem keine Perianthien und Früchte zur Beobachtung kamen, stehe ich doch nicht an, die als *Kurzia crenacanthoida* beschriebene Pflanze zu *Lepidozia* zustellen. Sie ist mit der von van der Sande-Lacoste (Synopsis hepat. Javan. p. 38) beschriebenen *Lepidozia gonyotricha* wenn nicht identisch, so doch nahe verwandt. Es stimmt die in der erwähnten Abhandlung gegebene Zeichnung des Blattes (Tab. VI, Fig. 4) mit der Blattform von *Kurzia crenacanthoidea* allerdings nicht ganz überein, und ebenso kann nach dem Obigen für letztere Pflanze die Be-

schreibung der Amphigastrien (*Amphigastria foliorum longitudinem aequantia*) nicht allgemein gelten, ebensowenig der Passus „fructus lateralis.“ Indess mag dies auf nicht genauer Beobachtung des genannten Autors beruhen.

Demnach ist die Gattung *Kurzia* zu streichen. Künftigen Untersuchungen muss die Entscheidung darüber vorbehalten bleiben, ob eine *Lepidozia crenacanthoidea* beizubehalten, oder die Art mit *L. gonyotricha* zu vereinigen ist.

Das allgemeinere Interesse, welches sich an diese Form knüpft, ist das durch die Blattbildung gebotene. Hier wie bei *Zoopsis* und *Arachniopsis* erhebt sich die Frage: sind diese Lebermoose Formen, bei denen die vegetativen Blätter einer Rückbildung unterlegen sind, oder stellen sie rudimentäre Bildungen dar? (vgl. das früher bei *Zoopsis* Angeführte) Einigermassen sichere Anhaltspunkte zur Beantwortung dieser Frage fehlen uns noch, und es wird einstweilen nichts übrig bleiben, als eine sorgfältige Registrirung aller derartigen Fälle. Denen, welche so glücklich sind, längere Zeit in Java zubringen zu können, darf wohl das Studium der Lebensbedingungen und der Keimung von *Zoopsis* und der vorliegenden Art empfohlen werden. Bei *Phanerogamen* sind wir gewöhnt, die Reduktion der Blattbildung an Laubsprossen zu äusseren Verhältnissen, namentlich zu der Transpirations — Herabsetzung in Beziehung zu setzen. Dies ist bei den genannten Lebermoosen nicht anzunehmen, da sie — soweit mir bekannt — an ständig feuchten Standorten leben.

Übrigens kommen bei der geschilderten Lebermoosart Zweige vor, bei denen die Blattbildung noch mehr zurücktritt. Es sind dies lange flagellenähnliche Sprosse, welche zahlreiche, lange, aus der Basis sehr reducirter Blätter entspringende Haarwurzeln tragen. Manche der letzteren sind an der Spitze kugelig angeschwollen: eine Erscheinung, welche durch Eindringen von Pilzhyphen veranlasst wird. Dass gerade Haarwurzeln häufig von Pilzen befallen werden, geht auch aus dem früher über die *Hymenophyllum*-*Prothallien* etc. Mitgetheilten hervor.

---

## FIGURENERKLÄRUNG.

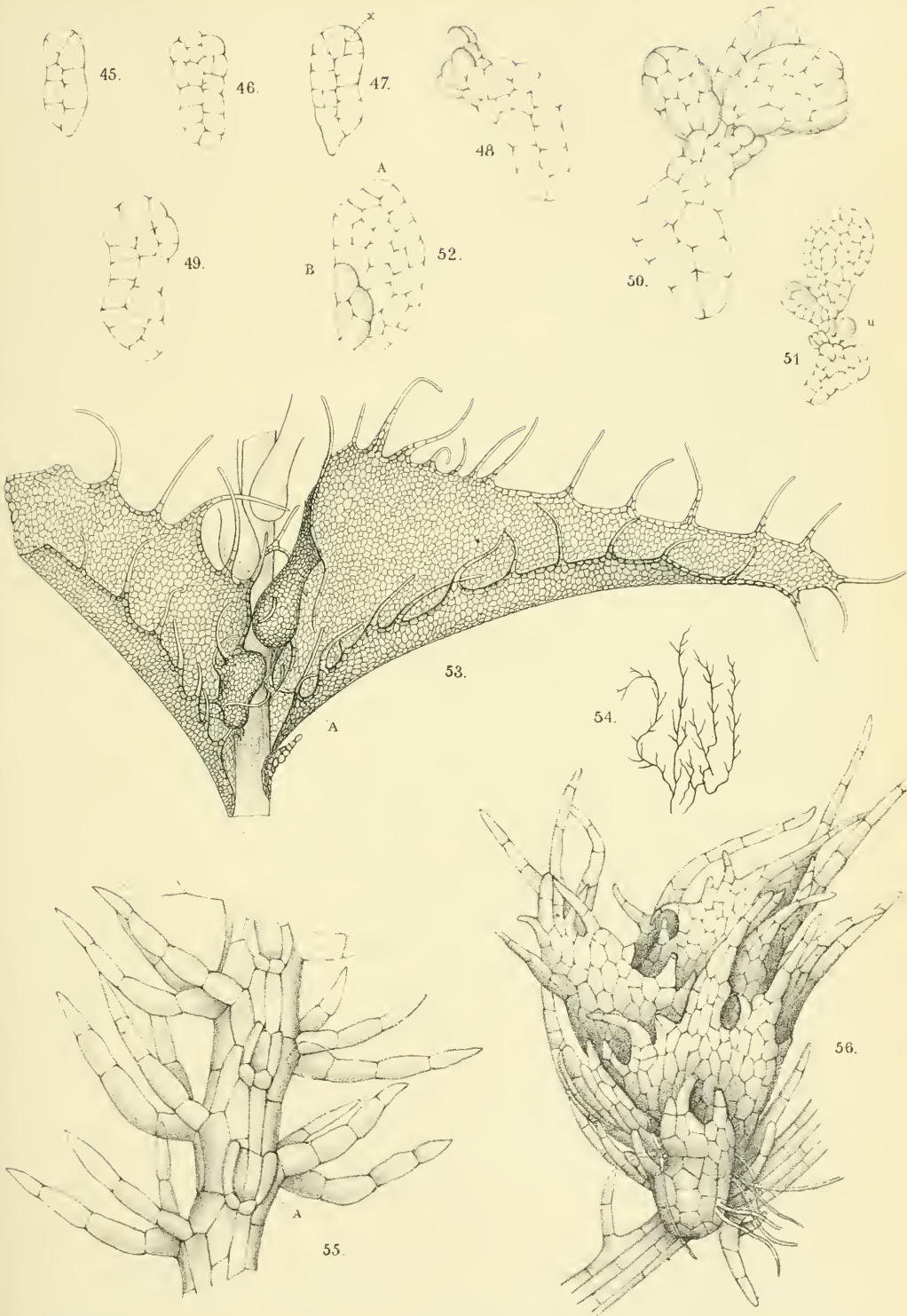
## Pl. I.

Fig. 54. Habitusbild von »Kurzia crenacanthoïdea (Copie der v. Martens'sen Figur) 2 mal vergr.

Fig. 55. Sprossstück von unten, stark vergr.

Fig 56. Sprossstück mit ansitzendem weiblichen Sexualspross, stark vergr.







## V.

## UTRICULARIA.

## EINLEITUNG.

»In the face of such strange facts, is it very absurd to guess that these Utricularias, so like each other in their singular and highly specialized flowers, so unlike each other in the habit of the rest of the plant, have started from some one original type, perhaps long since extinct"....?

Kingsley, at last (Tauchn. ed.) Vol. II, 182.

Die oben angeführte Äusserung des bekannten englischen Theologen mag zeigen, welch eigenartigen Eindruck tropische Utricularien auch auf den Nichtbotaniker machen und zu welchen Fragen sie unwillkürlich Veranlassung geben.

In der That, man mag die Utricularien betrachten in welcher Beziehung man will, stets wird man finden, dass sie zu den interessantesten Pflanzenformen gehören, mag es sich nun handeln um ihre Morphologie, Anatomie oder Biologie. Unser Interesse aber erregen vor Allem solche Organismen, welche abweichen von den Verhältnissen, welche wir als gegebene und uns desshalb fast selbstverständlich erscheinende Norm zu betrachten uns gewöhnt haben. Dass nun Pflanzen, welche so vielfach von dem Verhalten der anderen abweichen, wie die Utricularien auch zu den verschiedensten Auffassungen und Deutungen Anlass gegeben haben, kann nicht verwundern. Es wird nicht ohne Werth sein, wenn hier ein kurzer Überblick <sup>1)</sup> über dieselben speciell im Hinblick auf die Morphologie gegeben wird, namentlich weil darin ein Theil der Geschichte dieser Disciplin sich spiegelt, welche, obgleich Darwin (Entstehung der Arten, übersetzt von Carus 6 Aufl. S. 516) sagt: „Dies ist einer der interessantesten Theile der Naturgeschichte und kann deren wahre Seele genannt werden“, in der Botanik heutzutage

---

1) Die historische Darstellung in dem unten an, zuführenden Werke von Hovelacque nimmt auf die Morphologie kaum Rücksicht, und ist zudem unvollständig.

wenigstens was die höheren Pflanzen betrifft, zu den am wenigsten gekannten gehört.

Die Ansichten der älteren Botaniker über den Aufbau der Utricularien giengen naturgemäss von unsern europäischen wasserbewohnenden Formen aus, und waren nicht auf eine genaue Untersuchung der Gestaltungsverhältnisse, sondern nur auf den Habitus und mehr oder minder oberflächliche Vergleiche mit anderen Pflanzen begründet, speciell musste der mit *Pinguicula* nahe liegen, bei der eine Rosette von Wurzelblättern einen centralen doldigen Blütenstand (mit ausserordentlich verkürzter Inflorescenzachse) umgibt.

Es lassen sich viererlei Kategorien in den über den Aufbau von *Utricularia* geäusserten Ansichten unterscheiden: Erstens: Die welche in den deskriptiven Werken ohne eingehendere Untersuchung der Wuchsverhältnisse geäussert werden, und denen daher für die Morphologie keine Bedeutung zukommt; es handelt sich bei denselben auch nur um eine Verständigung über die Bezeichnung der Organe zum Zwecke der Artbeschreibung. Zweitens: Die auf Untersuchung der Stellungsverhältnisse der erwachsenen Pflanzen begründeten.

Drittens: Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen und viertens die auf anatomische Verhältnisse gegründeten Ansichten. Bezüglich der ersten Abtheilung wird es genügen, nur einige wenige Beispiele aus neueren systematischen Werken anzuführen, ohne dass irgendwelche Vollständigkeit dabei beabsichtigt wäre, da diesen Äusserungen eine feste Grundlage durchaus fehlt.

## 1.

Endlicher (*genera plantarum* pag. 120) schildert die Wuchsverhältnisse von *Utricularia* folgendermassen: „herbae aquaticae v. paludosae. Folia radicalia nunc conferta, rosulata integra et integerrima, nunc sparsa v. verticillata, tenuissime dissecta radículas multiramosas filiformes referentia, saepissime vesiculis aëriiferis instructa.”

Eindlicher betrachtet also die schwimmenden Wassersprosse als „folia radicalia“, eine Auffassung, welche bei genauerer Untersuchung derselben vielen Bedenken begegnen muss; in der That wird später auch in den floristischen Beschreibungen die blütenstandstragende schwimmende Utriculariapflanze als belblätterter Spross betrachtet, was offenbar auch zunächst liegt, vor Allem weil eine genauere Betrachtung zeigt, dass an den schwimmenden Sprossen Blütenstände auftreten.

Endlicher's Bezeichnung findet sich auch in anderen systematischen Werken, z. B. in Decandolle's Prodrum wo Alph. Decandolle <sup>1)</sup> von den Utricularien sagt: „Herbae cosmopolitae; aliae aquaticae, libere natantes, foliis radicalibus demersis multisectis axi in vesiculam inflato vel saepius segmentis lateralibus utriculiferis, utriculis setis plerumque ramosis terminatis sub anthesin solum aeriferis; aliae paludosae, adfixae radicibus albis fibrosis nunc inflatis, saepius lateraliter glanduloso — utriculiferis, foliis radicalibus tunc erectis integris, margine raro utriculiferis; omnes scapis plus minus erectis, remote squamis (id est foliis minimis) stipatis.“ Er hält also die „Sprosse“ der Wasserformen ebenso wie Endlicher und andere <sup>2)</sup> für vielgetheilte Blätter, deren „petiolus“ in manchen Fällen (Ut. stellaris etc.) blasig aufgetrieben ist; bei den Landformen nimmt er Wurzeln an <sup>3)</sup>, setzt indess weiter hinzu distinctio inter folia et radices saepe difficilis: quae viridia, verticillata, natantia, elongata, copiose utriculifera persistentia, utriculis mediocribus setiferis, pro folia habere; quae alba, fasciculata vel alterna, descendencia solo affixa, breviora parce utriculifera, utriculis minimis non setiferis saepius nullis, pro radices. Es sind hier also, ohne weitere Untersuchung, nach äusseren Merkmalen die Organe bezeichnet, was zum Zwecke der Artbeschreibung, der im Prodrum ja vor Allem in Betracht kommt genügt, über

---

1) Decandolle, Prodrum VIII, pag. 3.

2) z. B. Le Maout und Decaisne welche eine, offenbar unter dem Eindruck dieser Deutung entstandene mit der Natur nicht übereinstimmende Abbildung geben.

3) Die erste bekannt gewordene Land Utricularia ist wohl die von Jacquin (Sel. stirp. amer. historia pag. 7. tab. 6) beschriebene U. montana.



die wirkliche Bedeutung der „folia“ und „radices“ natürlich aber keinerlei Aufschluss gibt.

Bentham und Hooker (*Genera plantarum* II, pag. 987) stützen sich bereits auf die unten anzuführenden Warming'schen Untersuchungen über die Keimung von *Utric. vulgaris*. Sie nehmen ausser den „Primärblättern“ keine weiteren Blattgebilde bei *Utricularia* an als die Schuppen am Infloreszenzschachtel. Den schwimmenden Wasserspross betrachten sie als Zweig, seine „Blätter“ ebenfalls als „ramuli capillacei“ von den landbewohnenden Formen wird gesagt: foliis rosulatis linearibus . . . v (in planta adulta) O, ramis (v. foliis?) capillaceis utriculiferis inter folia oriundis.

Warum aber die „Blätter“ der Wassersprosse für Zweige erklärt werden sollen, obwohl sie Achselsprosse haben etc. ist nicht einzusehen. Auch hier also bleibt die Frage nach dem Gesamtaufbau ganz unentschieden, wie schon daraus hervorgeht, dass fraglich gelassen wird, ob die Ausläufer der Landarten Zweige der Blätter seien.

Übrigens war auch in, speciell der Untersuchung von *Utricularien* gewidmeten Arbeiten die Beobachtung der Organbildung eine sehr wenig eingehende. So behauptet z. B. Benjamin <sup>1)</sup> dass *Utricularia intermedia* Wurzeln besitze, was durchaus nicht der Fall ist, und nur auf einer ganz äusserlichen Aehnlichkeit chlorophyllloser Ausläufer (welche unten bei Besprechung der Wasserformen zu erwähnen sein werden) mit Wurzeln beruht.

## 2. UNTERSUCHUNG DER STELLUNGSVERHÄLTNISSE.

Die Stellungsverhältnisse der Organe an den schwimmenden Wassersprossen wurden zuerst von Irmisch <sup>2)</sup> einer genaueren Untersuchung unterzogen. Die Blätter stehen an der schwimmenden Sprossachse zweizeilig, einzelne derselben enthalten Achselknospen.

---

1) Benjamin, über den Bau und die Physiologie der *Utricularien* Botan. Zeitung 1848.

2) Irmisch, botanische Mittheilungen I. Ueber *Utricularia minor*, Flora 1858, pag. 33.

Und zwar stehen in einer Blattachsel deren regelmässig zwei, von denen die eine aus der Basis der anderen entspringt. Ist ein Blütenspross vorhanden, so geht dieser aus dem Grunde des zweiten Laubzweiges ebenso wie dieser aus dem ersten hervor, ist mithin auf die liegende Hauptachse bezogen eine Achse vierter Ordnung; ähnlich scheint ihm das Verhältniss bei *Utr. vulgaris* zu sein, bei der er in den Blattachsen auch einen bis zwei Schläuche beobachtete, die ihm „die ersten Anfänge eines Blattes eines unterdrückten Zweiges zu sein scheinen“ eine Annahme, welche ich später insofern bestätigt habe <sup>1)</sup> als nachgewiesen wurde, dass die Schläuche in der That an einer unterdrückten Achselknospe entspringen.

*Buchenau* <sup>2)</sup> schliesst sich der Auffassung von Irmisch über die Verzweigung von *Utricularia* nicht an (und zwar, wie aus dem unten Mitzutheilenden hervorgehen wird, mit Unrecht). Bei *Utricul. vulgaris* finden sich in den fruchtbaren Blattachsen stets zwei Zweige, entweder Laubzweige, oder Laubzweig und Inflorescenz, er hält dieselben für gleichwerthige Beiknospen (also nicht der eine aus dem andern entspringend) zuweilen ist ausser dem ersten Laubzweig neben dem Blütenschafte noch ein zweiter, oder es finden sich an der Basis des letzteren noch mehrere eingerollte Zweiganlagen, bei *Utric. minor* und *intermedia* (über deren Verzweigung noch einige Einzelheiten mitgetheilt werden), sind diese „accessorischen Sprosse“ nicht vorhanden.

### 3.

In den Untersuchungen Pringsheims, über die Bildungsvorgänge am Vegetationskegel von *Utricularia vulgaris* <sup>3)</sup> finden wir zum erstenmal eine entwicklungsgeschichtliche Prüfung der Wuchsverhältnisse dieser Pflanze.

---

1) Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane pag. 238 (Schenk's Handbuch II).

2) Buchenau, morphologische Studien an deutschen Lentilularien, Botan. Zeitung 1865 p. 77.

3) Monatsberichte der Berliner Akademie 1869, pag. 92.

Hier sei nur erwähnt, dass in der erwähnten Abhandlung abgesehen von der Erörterung allgemeiner morphologischer Probleme das Vorhandensein hakenförmig gekrümmter, abweichend beblätterter rankenähnlichen Ruheknospen nachgewiesen wurde, welche auf der Oberseite des Stengels ohne alle Beziehung zu den Blättern entstehen. Die Blütenstände fand Pringsheim theils am Grunde eines normalen Seitenzweigs, theils an dem einer Ranke; ausserdem zeigte er, dass auf den Blättern alter Pflanzen exogen Sprosse entstehen können, die schon von Buchenau erwähnten kümmerlichen Sprosse am Grunde der Inflorescenzen hat auch er beobachtet. Dagegen scheint mir die Angabe, dass an den Stielen der Schläuche ebenfalls Sprosse sich bilden, anders zu deuten in der von Pringsheim gegebenen Figur 6 ist der Vegetationspunkt C meinen Beobachtungen nach nicht an einem Schlauche entstanden, sondern vielmehr entstanden die beiden Schläuche an ihm. Ebenso kann die Pringsheim'sche Auffassung der Schläuche als umgebildeter Sprosse, wie in der unten angeführten vergleichenden Entwicklungsgeschichte schon nachgewiesen ist, und auch aus der vorliegenden Untersuchung hervorgeht, nicht beibehalten werden; auch seine Ansicht, dass der Blütenstand zu dem neben ihm stehenden Laubspross die Beziehung „als Bei-oder vielleicht sogar Achselknospe“ habe, hat sich nicht bestätigt.

Auf die Entwicklung und den Bau der Blasen wird in einem besonderen Abschnitt unten zurückzukommen sein. Auf die Polemik gegen Hofmeister's Gedanken „dass der morphologische Rang der Seitensprossungen (Haare, Blätter, Sprosse) gleichen Schritt hält mit der Höhe ihrer Ursprungsstellen am Vegetationspunkt“ kann hier nicht näher eingegangen werden, schon deshalb, weil dazu erst festgestellt sein müsste, was bei *Utricularia* Blatt und was Spross ist. In der That hat Hofmeister auch bald darauf diesen Gesichtspunkt betont. Er wendet sich gegen Pringsheims Anfechtung seiner morphologischen Unterscheidungsmerkmale gelegentlich seiner Untersuchungen, „über die Zellenfolge im Achsenscheitel der Laubmoose (Botanische Zeitung 1870 pag. 475)“. „Pringsheim suchte darzulegen, dass

an den eingerollten Achsenenden von *Utricularia vulgaris* oberhalb der jüngsten Blattgebilde öfters einige der kopfigen Haare dieser Pflanze zu sehen seien. Zunächst ist dagegen einzuhalten, dass die Achsennatur der betreffenden Sprossungen mit eingerollter nackter Spitze keineswegs ausser Zweifel steht. Von Botanikern erster Geltung werden sie als vielgetheilte Blätter der als Blütenstände endenden Achsen bezeichnet <sup>1)</sup>. Diese Auffassung hat die Analogie mit nächst verwandten Formen, landbewohnenden *Utricularien* und mit den deutschen *Pinguicula*-Arten für sich. Im Baue der überwinternden Knospen, in dem Umstande, dass diesen als Blätter gedeuteten Bildungen das Vermögen zuerkannt werden muss, Adventivsprosse zu bilden, auch ausschliesslich die adventiven Sprossen, vermöge deren die Pflanze überwintert, sowie derjenigen, deren Endigungen im nächsten Sommer blühen — in alle diesem liegt nichts, was der Blattnatur der betreffenden Sprossungen widerspricht <sup>2)</sup>. Eine sichere Entscheidung der Controverse wird erst nach Erlangung der Kenntniss des Entwicklungsganges der *Utricularia vulgaris* von der Keimung an bis zur Anlegung des Blütenstandes erfolgen können; eine Kenntniss, die zur Zeit noch völlig fehlt.“ —

Die von Hofmeister bezeichnete Lücke wurde bald darauf zum Theile ausgefüllt durch Warming's Untersuchungen <sup>3)</sup>. Dieselben erstreckten sich einerseits auf die merkwürdige *Genlisea ornata*, andererseits auf die Keimung von *Utricularia vulgaris*. Auf *Genlisea* wird unten, bei der zusammenfassenden Besprechung von *Utricularia* noch zurückzukommen sein, hier sei zunächst nur *Utricularia* berücksichtigt. Warming wies nach, dass die Keimpflanzen der *Utr. vulgaris* ganz wurzellos sind, dass sie auch im Samen keine Blattanlagen erkennen lassen („au moins dans beaucoup de cas“) und dass bei der Keimung entstehen

---

1) Endlicher genera p. 129 (vgl. oben pag. 43).

2) Was wie früher bemerkt, allerdings mit der Hofmeisterschen Definition eines Blattes nicht stimmt (vgl. Goebel, über die Verzweigung dorsiventralen Sprosse. p. 376.)

3) Warming, bidrag til Kundskaben om Lentibulariareae in Vidensk. Meddelelser fra den naturhistor. Forening i Kjöbenhavn 1874, pag. 33—58.



1) 6—12 „feuilles primaires“ 2) Ein Schlauch (oder zwei) 3) Der konische Sprossgipfel welcher zum vegetativen zweizeilig beläuterten Spross wird, an dessen Basis sich eine „Ranke“ finden kann. Die Schläuche ist Warming geneigt als aus Umbildung eines Blattes resp. eines Blatttheils hervorgegangen zu betrachten. Ob eines oder das andere der Primärblätter als Cotyledon zu betrachten sei, blieb unentscheidbar.

Auch Kamienski <sup>1)</sup> untersuchte die Keimungsgeschichte von *Utricularia vulgaris* und berücksichtigt auch die Entwicklung des Embryo; wenn er (a. a. O. S. 767) bezüglich der letzteren anführt dass (auf Grund der Zelltheilungsfolgen) die Wachstumsrichtung eine andere sei, als bei den Embryonen von *Capsella bursa pastoris*, weil der Vegetationspunkt mit den Blattanlagen von der Seite des Embryo aber nicht aus dem Scheitel entwickelt werde, so ist diese Anschauung nach den jetzigen Ansichten über die Bedeutung der Zelltheilungs folgen wohl kaum mehr haltbar, jedenfalls werden wir dieser Differenz keine weitere Bedeutung zumessen, ganz ähnliche Verschiedenheiten finden sich z. B. bei der Anlegung des Vegetationspunktes der Farnprothallien am Keimfaden.

Im Uebrigen fügt Kamienski den Angaben von Warming hinzu, dass die Blattanlagen des Embryo nicht regellos, sondern nach  $\frac{5}{13}$  angeordnet seien, und zwar fallen auch der Hauptstengel sowie die primäre Blase (und die „Ranke) in die Blattspirale“ der Hauptstengel sowie die primäre Blase haben hiernach denselben morphologischen Werth wie die „primären Blätter“ (a. a. O. pag. 768). Diesen Ausdruck wendet Kamienski indess nur bequemiichkeitshalber an, den wirklichen morphologischen Werth derselben lässt er dahingestellt, offenbar in richtiger Erkenntniss der Thatsache, dass die Entwicklung dieser einen Form zur Entscheidung der Frage nicht ausreicht; und in der That dürfte aus dem unten Mitzutheilenden hervorgehen, dass die Wasser-Utricularien einem reducirten Typus angehören, also

---

1) Kamienski vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Utricularien, botanische Zeitung 1877 pag. 761 ff.



nicht geeignet sind zum Ausgangspunkt für die Gesamtmorphologie der Gattung zu dienen. —

In der Abhandlung „Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse“ <sup>1)</sup> habe ich auf die Dorsiventralität der *Utricularia vulgaris* hingewiesen, und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über dieselbe mitgetheilt. Die „Ranken“ entstehen ohne alle Beziehung zu den Blättern auf der Rückenseite des Stammes, nahe am Vegetationspunkt, die Seitensprosse ebenfalls nicht in der Blattachsel, sondern am oberen Rande derselben; die Blätter selbst sind flankenständig; die Thatsache, dass unmittelbar an der Basis eines normalen Seitenzweiges eine „Ranke“ zu stehen pflegt, ist dahin zu verstehen, dass dann die Ranke an der Basis des Zweiges auf seiner Rückenseite entspringt. Ferner wird betont, dass die Thatsache, dass bei der Keimung die zum (zweizeilig beblätterten) „Spross“ werdende Anlage in ihrer Stellung mit den „Primärblättern“ übereinstimme, noch nicht zu dem Schlusse berechtige, dass der „Spross“ denselben morphologischen Werth wie die Primärblätter habe, worauf auch bei späterer Gelegenheit zurückgekommen wurde.

In der „vergleichenden Entwicklungsgeschichte“ <sup>2)</sup> bot sich Gelegenheit auf die Entwicklung und die morphologische Bedeutung der Schläuche näher einzugehen. Besonders wurde Pringsheim's Auffassung, die Blase sei ein umgebildeter Spross, gegenüber gezeigt, dass die Schläuche entweder an Stelle eines Blattzipfels oder eines ganzen Blattes stehen, und dass die Entwicklung derselben übereinstimmt mit der, die an andern insektivoren Pflanzen sich an unzweifelhaften Blättern vollzieht.

In seinen „Beiträgen zur Kenntniss der Utricularien“ schildert *Schenck* <sup>3)</sup> zwei tropische landbewohnende Formen, *Utr. montana* und *Utr. Schimperii*. Indess ist die Arbeit hauptsäch-

---

1) Goebel über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse; in Arbeiten des botanischen Institut in Würzburg, herausgegeben von Sachs II, pag. 353 ff. (1889).

2) Goebel, vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane in Schenk, Handbuch II, pag. 236 ff. Dass der Bau der Schläuche, was die Klappen betrifft dort nicht ganz richtig beschrieben wurde, wird unten, bei Besprechung der Blasen (Schläuche) eingehender zu zeigen sein.

3) Schenck in Pringsheim's Jahrbüchern Bd. XVII, Heft 2 1887, pag. 218.

lich anatomischen Zwecken gewidmet, die Schilderung der morphologischen Verhältnisse geht nicht über die Habitusbeschreibung hinaus, bezüglich der morphologischen Bedeutung der Blasen wird nur Pringheim's Arbeit erwähnt, bezüglich des morphologischen Aufbaues angeführt, es liege nahe, das unterirdische, fadenförmige, verzweigte Rhizomsystem der auf dem Lande wachsenden Arten dem gesammten grünen, ebenfalls blasentragende Laub der submersen Arten homolog zu setzen.

Mit Recht lässt Schenck die Entscheidung über die morphologischen Streitfragen schliesslich ebenso wie Kamienski dahingestellt.

Hofmeister's Ansicht, dass die Keimungsgeschichte der *Utricularia vulgaris* die Frage: was hier Spross, was Blatt sei, zur Entscheidung bringen werde, hat sich also nicht erfüllt. Von Bedeutung musste es sein, die Keimungsgeschichte einer terrestrischen Form kennen zu lernen. Eine solche wurde von mir für *Utricularia montana* geschildert <sup>1)</sup>. Indess wird darauf unten noch zurückzukommen sein; auch für einige andere Arten enthält die vorliegende Arbeit die bei den Utricularien besonders merkwürdige und wichtige Keimungsgeschichte. Vorher seien noch besprochen:

#### 4) Morphologische Deutungen auf Grund der Anatomie.

Hierher gehören die Angaben Hovelacques, welche derselbe in einigen kürzeren Mittheilungen, und in einem umfangreichen Werke mitgetheilt hat <sup>2)</sup>. Hovelacque kommt zu dem Schlusse, dass die unterirdischen Ausläufer von *Utricularia montana* nicht den fluthenden Sprossen von *Utricularia vulgaris* zu vergleichen seien, sondern, „à des feuilles réduites à leurs nervures.“

Während Hovelacque durch eingehende Untersuchungen die Anatomie der Utricularien in dankenswerther Weise fördert, bleiben seine morphologischen Anschauungen weit hinter dem zurück, was durch die Angaben seiner Vorgänger festgetellt

1) Goebel, über die Jugendzustände der Pflanzen Flora 1889, pag. 1 ff.

2) Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculaires par Maurice Hovelacque Paris 1888.

war. Dass er dieselben nur unvollständig kennt, zeigt die Thatsache dass er die längst bekannten <sup>1)</sup> „Brutknospen“ von *Pinguicula vulgaris* zum erstenmal zu beschreiben glaubt; wenn er die Blattstellung der Sprosse von *Utricularia vulgaris* zu  $\frac{3}{16}$  angibt, also dieselbe im Gegensatz zu Allem darüber bekannten für eine radiäre erklärt, so hätte jeder freigelegte Vegetationspunkt, oder die Betrachtung meiner (in der unten angeführten Abhandlung <sup>2)</sup> mitgetheilten) Abbildung ihn von einem so auffallenden Irrthum überzeugen können; die Abbildung, welche er von einem Radialschnitt durch den Vegetationspunkt von *Utricularia* gibt, ist mir, ebenso wie seine Angabe der Vegetationspunkt sei ein „cône elliptique peu saillant“ ganz unverständlich.

Es genüge auf Fig. 101 hinzuweisen, welche zwar einer andern Art entnommen ist, aber auch für die Verhältnisse von *Utric. vulgaris* der Hauptsache nach gilt.

Hovelacque's Angaben sind mir ein schlagender Beweis dafür, wie wenig ein einseitig anatomischer, Organentwicklung und vergleichende Morphologie ignorirender Standpunkt die Kenntniss von der Gesamtgestaltung des Pflanzenkörpers fördert. Damit soll der Werth der vergleichenden Anatomie in keiner Weise herabgesetzt werden. Aber sie zum Hauptkriterium bei der Entscheidung von morphologischen Fragen zu machen ist ein Missgriff, der sich auch in van Tieghems Auseinandersetzungen über die Phyllocladien von *Ruscus* in auffallendster Weise wiederholt.

Ohne Zweifel werden wir, wenn es sich um eine eingehende Kenntniss eines Pflanzentheils handelt, seinen anatomischen Bau zu berücksichtigen haben, aber die Frage, welche Stellung ein Pflanzentheil in der Gesamttgliederung eines Pflanzenkörpers einnimmt, kann niemals *allein* auf Grund der anatomischen Verhältnisse entschieden werden.

Aus der kurzen oben gegebenen Übersicht (welche die viel

---

1) Dieselben sind beschrieben von Buchenau in der oben erwähnten Arbeit, auch schon erwähnt in Gardener's chronicle 1847, N°. 35. Referat in Botan. Zeitung 1848, pag. 184.

2) Karsten, über die Anlage seitlicher Organe, Leipzig 1886, Taf. III, Fig. 68.

behandelten Blasen ganz beiseite lässt <sup>1)</sup>, geht hervor, dass die Frage nach dem Gesamtaufbau von *Utricularia* in keiner Weise gelöst war. Das einzige Resultat war, dass man Entwicklung und Verweigung der einheimischen wasserbewohnenden Formen genauer kennen lernte, aber die Bedeutung der einzelnen Organe blieb auch hier völlig unentschieden. Dieselbe konnte offenbar nur erörtert werden auf Grund eingehenderer Untersuchung der Landformen, wie sie namentlich in den Tropen in grosser Mannigfaltigkeit sich finden. Eine solche Untersuchung war deshalb eines der Ziele, welche ich bei einem leider nur kurzen Aufenthalt in den Tropen vor vier Jahren zu verfolgen bestrebt war.

Indem ich unten zunächst eine Einzelbeschreibung des Aufbaus der gesammelten Formen gebe — eine Einzelbeschreibung, welche nothwendig ist, weil wir die Gestaltungsverhältnisse der Land-*Utricularien* nach dem Obigen bis jetzt nicht kennen — möchte ich bemerken, dass die Speciesbestimmung nicht bei allen derselben eine sichere ist. Es stand mir gutes Vergleichsmaterial nicht zur Verfügung, auch sind die Ansichten über die Artumgrenzung vielfach strittig. Für den hier verfolgten Zweck ist es indess ohne Belang, wenn in einigen Fällen die Artbezeichnung nicht richtig sein sollte. Es kam mir keineswegs auf einen Beitrag zur Systematik der *Utricularien* an, sondern auf allgemein morphologische Fragen. Auch werden spätere Untersucher aus den Beschreibungen und Zeichnungen wohl ohne Schwierigkeit ermitteln können, welche Art gemeint ist, und die Systematiker vielleicht dadurch veranlasst werden, auch anderen Merkmalen als dem Bau der Blüten und der Oberflächenbeschaffenheit der Samen Aufmerksamkeit zu schenken. Namentlich dürfte dies für Bau und Stellung der Blasen gelten, ebenso für die Stellungsverhältnisse der seitlichen Organe an den Ausläufern. Was die Terminologie anbelangt, so sollen im Folgenden die cylindrischen gestreckten (bei kleineren Formen

---

1) Einige gelegentliche die Morphologie von *Utricularia* betreffende Notizen werden unten noch erwähnt werden.



fadenförmigen) Organe der Landformen als Ausläufer bezeichnet werden, die der Wasserformen als Sprosse mit zweizeilig (bezüglich *Utricul. purpurea* verweise ich auf eine anderweitige Mittheilung) gestellten vielgetheilten blasentragenden Blättern.

Die Homologie der einzelnen Organe soll zum Schlusse besprochen werden.

Die Anordnung der Arten ist folgende:

A. Landformen.

I. Solche mit (normal) blasenlosen Blättern.

II. Solche mit blasentragenden.

III. Solche mit ausläufertragenden Blättern.

B. Wasserformen.

## A. LANDFORMEN.

### I. Landformen mit blasenlosen Blättern.

#### 1. *UTRICULARIA ORBICULATA* WALL.

Fig. 28—36 und 68—70.

Diese zierliche kleine Land-*Utricularia* fand ich theils epiphytisch zwischen Moosen auf Baumstämmen wachsend, theils auf feuchten Felsen; an ersterem Standort bei Khandallah, an letzteren in Ceylon und auf Pulu Penang; sie ist im südlichen Asien offenbar weit verbreitet, da sie auch im malayischen Archipel und Süd-China gefunden ist. Wegen ihrer geringen Grösse kann sie im nichtblühenden Zustande leicht übersehen werden. — Darwin, welcher die Pflanze kurz erwähnt <sup>1)</sup> sagt „die kreisförmigen Blätter und die Stämme, welche die Blasen tragen schwimmen augenscheinlich im Wasser“; allein diese Vermuthung ist eine nicht zutreffende, höchstens könnten losgerissene Exemplare in schwimmendem Zustand angetroffen werden.

*Utric. orbiculata* besitzt vielmehr kriechende, zwischen Moos etc. verborgene Stämmchen, deren Vegetationspunkt wie bei manchen andern Landformen im Gegensatz zu dem von *Utr. vulgaris* Bekannten nicht eingerollt sondern gerade ist.

1) Insectenfressende Pflanzen übers. von Carus pag. 399.



(Fig. 28 Pl. VII) An dem Stämmchen finden sich als seitliche Organe Blätter und Blasen. Erstere besitzen kleine, gestielte Blätter mit annähernd kreisrunder Blattspreite, der Durchmesser derselben betrug in Maximum drei mm., gewöhnlich nur 2 mm. Wie die Abbildung (Fig. 28 Pl. VII) zeigt, besitzt die Blattfläche keinen Mittelnerv, sondern von der Blattbasis ausstrahlende annähernd gabelig verzweigte Nerven. Auch die Spaltöffnungen der Blattoberseite sind in, von der Basis der Blattspreite aus divergirende Curven angeordnet. Ausserdem finden sich am Blattrande frühe auftretende Stomata, deren Spalten weit geöffnet und dem Rande parallel angeordnet sind, vielleicht sind dieselben Wasserspalten. Der dorsiventrale Bau des Blattes tritt übrigens auch durch die verschiedenen Gestalt der Epidermiszellen auf der Ober- und Unterseite des Blattes deutlich hervor.

Die Stellungsverhältnisse der Organe sind folgende: Die Blasen stehen in zwei Reihen auf den Flanken der kriechenden Sprosse, und zwar kehren sie ihre Öffnung ursprünglich nach unten. Die Laubblätter stehen in einer Längszeile auf der Rückenseite der Stämmchen, also in einem Abstand von  $90^\circ$  von den Blasen. So sind z. B. an der in Fig. 30 wiedergegebenen Sprossspitze drei Blasen (Bl. 1, Bl. 2 und Bl. 3) und eine Blattanlage (b) vorhanden.

Eine hier besonders auffallende Eigenthümlichkeit ist die, dass die Laubblätter ihre, das Aussehen und den Bau einer Blattunterseite besitzende *Rückenseite* dem Sprossvegetationspunkt zuwenden, dem entsprechend steht auch der Achselspross eines Laubblattes auf der dem Vegetationspunkt *abgewendeten* Seite.

Es findet hier also eine vollständige Umkehrung des gewöhnlichen Stellungsverhältnisses statt. Dieses auffallende Verhalten lies mich anfangs vermuthen, die Laubblätter entstünden gar nicht direkt an der Hauptachse, sondern an deckblattlosen Seitensprossen als erstes Blatt derselben. Allein dies ist durch die Entwicklungsgeschichte ausgeschlossen, welche zeigt, dass das Laubblatt auftritt, ehe eine Spur seines Achselsprosses vor-

handen ist, die Anlage derselben ist von der Blattanlage räumlich sogar zuweilen etwas entfernt, später erscheint sie allerdings gewöhnlich auf die Blattbasis verschoben. Zudem stellte sich heraus, dass dasselbe Stellungsverhältniss auch bei den andern *Utricularia*-Arten wiederkehrt. Es ist um so eigenthümlicher, als an den unten zu schildernden radiären Inflorescenzen die Stellung der Achselknospe zum Tragblatte und die Orientirung der Seiten des letztern (das auch ein Laubblatt sein kann) die gewöhnliche ist.

Die Blütenstände sind Achselprossen der Laubblätter (abgesehen von dem erstauftretenden, welcher wahrscheinlich die Keimachse beschliesst). Dieselben sind verschieden reich ausgestattet; was zunächst die Blattorgane betrifft, so finden sich an der Basis der Blütenstände Laubblätter und Schuppenblätter, welche sekundäre Blütenstände in ihren Achseln tragen, weiter oben sehr dünne Hochblätter: die Deckblätter der Blüten; dieselben sind schildförmig, indem ihre Blattfläche sich über den Anheftungspunkt hinaus verlängert. Sie sind gefässbündellos und sehr dünn.

Ansser diesen Blattorganen finden sich am radiären Blütenstande auch Ausläufer, nennen wir dieselben wie dies ja nahe liegt, Sprosse, so erscheinen sie als deckblattlose Seitensprosse, die einzigen, welche die Pflanze überhaupt bildet. Die am untern Theile der Inflorescenz entspringenden verhalten sich bezüglich der Blatt und Blasenbildung ganz ebenso wie die oben geschilderten kriechenden Hauptsprosse. Was die Anordnung der Blattorgane und der Seitensprosse an der Inflorescenz anbelangt, so ist das häufigste Verhalten folgendes: Es entstehen an der Basis des Blütenstandes zunächst zwei Anlagen (I u. II Fig. 31 Pl. VII. St ist hier der untere Theil des Deckblattes, V der Vegetationspunkt der Inflorescenzanlage.) Dieselben stehen seitlich vom Tragblatt, aber nach der demselben abgewandten Seiten convergirend. Diese Anlagen bilden sich nun beide zu Laubblättern aus, oder nur eine derselben, während die andere zum „Ausläufer“ wird, seltener geschieht dies mit beiden. Der zweiterwähnte Fall ist z. B. dargestellt

in Fig. 36 (leider bei der Verkleinerung der Zeichnung vom Lithographen ungenügend wiedergegeben.) Hier steht auf der einen Seite des axillären Blütenstandes ein junges Laubblatt, L, auf der andern ein Ausläufer A. Figur 35 Pl. VII stellt die Basis derselben Inflorescenz um  $180^\circ$  gedreht dar, der Ausläufer zeigt nahe seiner Spitze die Anlage einer Blase, auf der dem Deckblatt St abgewendeten Seite der Inflorescenzachse folgt ein schuppenförmiges Blatt, welches in seiner Achsel die Anlage einer seitlichen Inflorescenz birgt. Ebenso ist es in Fig. 32, wo aber der Vegetationspunkt der Inflorescenzanlage nicht sichtbar ist, die Blase Bl. gehört nicht der Inflorescenz, sondern der kriechenden Hauptachse an; an der Inflorescenz finden sich keine Blasen. Auch der in Fig. 33 dargestellte Achselspross des Stützblattes St. hat links ein (nicht vollständig gezeichnetes) Blatt, rechts einen Ausläufer (Ax) hervorgebracht und darauf noch einen gegen das Tragblatt zugekehrten weiteren Ausläufer und auf der andern Seite ein junges Laubblatt. Weiter auf die Stellungsverhältnisse an der Inflorescenz einzugehen würde kaum Interesse bieten. Es genüge hervorzuheben, dass die Anordnung der seitlichen Organe (im Gegensatze gegen diejenige der vegetativen Sprosse) eine radiäre ist, dass sie beginnt mit zwei seitlich gestellten Blättern, welche meist Laubblätter ohne Achselsprosse sind, und wohl als Vorblätter der Inflorescenz betrachtet werden können, dass aber statt eines oder auch statt beider dieser Blätter auch Ausläufer auftreten können; eine Thatsache, auf deren Bedeutung unten zurückzukommen sein wird. Dann folgt auf der dem Tragblatt zu — oder der ihm abgewandten Seite ein weiteres Organ; sei es ein Laubblatt, ein schuppenförmiges Deckblatt oder ein Ausläufer; die oberhalb der Vorblätter stehenden Laubblätter können auch seitliche Inflorescenzen in ihren Achseln haben, dann aber, wie oben schon erwähnt, in normaler Lage, ebenso sind auch die Blattflächen hier normal orientirt.

An älteren Inflorescenzen finden sich als oberste Sprossungen des untern Theiles Ausläufer an denen die Blattbildung gehemmt ist, und die insofern an die unten zu beschreibenden „Rhizoi-

den" anderer Formen erinnern, ohne indess andere charakteristische Eigenschaften mit ihnen zu theilen. Wahrscheinlich wachsen sie auch später als gewöhnliche Ausläufer weiter. Die Zahl der untersuchten älteren Inflorescenzen war übrigens keine so grosse, dass das stete Vorkommen dieser oberen Ausläufer behauptet werden könnte.

Was die Blüten betrifft, so sei hier erwähnt, dass dieselben zwei sehr dünne Vorblätter besitzen, und dass häufig der Blütenstand durch eine Endblüte abgeschlossen werden zu scheint. Dies ist indess eine Täuschung, veranlasst dadurch, dass die unterste Seitenblüte frühzeitig die Spitze der Hauptachse zur Seite drängt, und sich in die Verlängerung derselben stellt.

Ausser den Inflorescenzen kommen scheinbar auch vegetative Achselsprosse vor, mit zahlreichen radiär gestellten Ausläufern und einigen Laubblättern, ein derartiger Fall ist in Fig. 33 Pl. III dargestellt. Die Vergleichung älterer Studien zeigt indess, dass es sich hier um Inflorescenzanlagen handelt, an denen die Blütenbildung und die Anlage des Inflorescenzschafes lange zurückgehalten wird, und zunächst eine reichliche Bildung vegetativer Organe eintritt. So ist also eigenthümlicher Weise die Bildung vegetativer Seitensprosse (Ausläufer) an die Inflorescenzen gebunden.

Manche Ausläufer von *Utricularia orbiculata* zeigen ihre Internodien eigenthümlich angeschwollen. Es geschieht dies in verschiedenem Grade bald weniger bald mehr. Manchmal sind zahlreiche Stengelglieder hinter einander tonnenförmig oder fast kugelig angeschwollen (Fig. 70 Pl. X) durch Volumzunahme (und wohl auch Vermehrung) der Rindenparenchymzellen. Die angeschwollenen Theile sind glashell. Die Blattanlagen an den Einschnürungen dieser Sprosse, sowie die Blasen pflegen in früher Jugend stehen zu bleiben, ob sie ihre Entwicklungsfähigkeit behalten (was mir wahrscheinlich ist) kann nur die Beobachtung der lebenden Pflanze lehren. Irgend eine Spur von parasitischen Organismen, welche diese Anschwellungen veranlasst haben könnten, war nicht zu finden. Offenbar handelt es sich um Wasserreservebehälter wie sie ja auch bei andern Epiphyten



vorkommen<sup>1)</sup>, auch bei *Utricularia*-Arten und zwar gleichfalls bei epiphytisch lebenden. So bei *Utricularia montana*, deren grosse wasserreiche Knollen schon Jacquin erwähnt, ferner bei *U. Endresi* und *U. bryophila*, dagegen kennt man sie von keiner einzigen rein terrestrischen Form, obwohl das Vorkommen derselben an Arten, welche zeitweilig trockene Standorte bewohnen, nicht zu verwundern wäre.

So weit das von mir gesammelte Material ein Urtheil gestattet, scheint es mir, dass die Bildung von Wasserspeichern an den epiphytisch im Moose wachsenden Exemplaren trockener Standorte eine reichlichere ist, als an den auf nassen Felsen wachsenden. Es würde von Interesse sein, darauf genauer zu achten, denn es gibt, wie ich nach gelegentlichen Wahrnehmungen vermuthen möchte, auch andere Pflanzen, bei denen die Bildung von Wasserbehältern an feuchten Standorten sehr viel weniger eintritt, als an trockenen. Indess bedarf diese, für die Lehre von den Anpassungen wichtige Frage noch eingehender Untersuchung, erinnern möchte ich nur an einen früher nachgewiesenen analogen Fall, den der capillaren Wassersäcke von *Frullania*, deren Bildung, wenn die Pflanze dauernd feucht kultivirt wird, unterbleibt. Die Hemmung in der Entwicklung der Blüten, Blätter (und deren Achselsprosse) welche bei der Anschwellung der Internodien eintritt, ist wohl einfach als durch die letztere selbst bedingt anzusehen, indem das Wasser, welches sonst in die sich entwickelnden Anlagen eintritt jetzt in Stamminternodien festgehalten wird.

Der Bau der Blasen der *Utricularien* soll später zusammenfassend geschildert werden, bei den Einzelbeschreibungen der Arten sei nur das hervorgehoben, was zur Erkennung derselben dienen kann.

Für *Utric. orbiculata* ist in dieser Hinsicht zu bemerken, dass die Blasen zwei „Antennen“ besitzen, die mit charakteristischen Haargebilden besetzt sind. (Vgl. Fig. 34 Pl. VII). An den Rändern und auf der Aussenseite der Antennen nämlich,

---

1) Vgl. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen I, pag. 202 ff.



sitzen Zellreihen welche mit einer schleimabsondernden kugeligen Papille abschliessen (unterhalb derselben befindet sich eine niedrige scheibenförmige Zelle, darunter die als Stiel zu betrachtende Zellreihe.) Bezüglich der sonstigen Haarbildungen s. u. Die Blasen liegen dem Thierfang mit sichtlichem Erfolge ob, dieselben sind oft ganz angefüllt mit Crustaceen, nicht selten ist auch der ganze Innenraum ausgefüllt von einer Käferlarve. (Fig. 69 Pl. X) welche, viel länger als die Blase, in derselben nur zusammengerollt Platz findet, offenbar also allmählich sich in die Blase hineingezwängt hat. Schleimabsondernde Haare finden sich auch auf der Aussenseite der Blase, auf den Ausläufern, der Blattoberseite (spärlich auf der Blattunterseite etc.) überhaupt auf allen Theilen der Pflanze, und dies gilt auch für alle andern Utriculariaarten. Bei *Utr. orbiculata* sind sie verhältnissmässig spärlich vertreten, sie bestehen aus einer kugeliger Endzelle (die zuweilen durch eine Längswand getheilt ist) einer Scheibenzelle und einer in das Gewebe versenkten Stielzelle. (Vgl. die einer andern Art entnommene Fig. 59 Pl. IX).

Characteristisch ausgebildet sind die sehr kleinen Samen von *Utr. orbiculata* (Länge des in Fig. 30 Pl. VII abgebildeten Samens 0,3 mm., Breite 0,14 mm.), vor Allem durch ihre „Glochidien“, die sie an ihrem hinteren Ende tragen. Es sind dies haarförmige Ausstülpungen der Samenschalenzellen, welche an ihrem Ende mit einem Kranze kleiner zurückgebogener Hacken versehen sind, durch welche die Samen sich leicht an Thiere werden anheften können, so dass hier also in Miniatur eine bei Früchten und Samen auch sonst häufige Verbreitungseinrichtung vorliegt. Andererseits müssen so kleine Samen auch durch den Wind fortgetragen werden, und dann vermöge der „Glochidien“ an Baumrinden, etc. haften können.

Die Samenschale ist, wie bei allen mir bekannten Utricularien sehr dünn.

Vom Bau des Embryo sei hier noch angeführt, das derselbe eine Wurzelanlage ebensowenig besitzt, als irgend eine andere mir bekannte Utricularia-Art; das Wurzelende unterscheidet

sich vom Stammende dadurch, es stumpfer und grosszelliger ist. Am frei präparirten Embryo erkennt man, dass am Sprossende zwei äusserst kleine, aus meristematischen Gewebe bestehende Anlagen sich finden, welche wir wohl unbedenklich für die Cotyledonen halten können. Bei andern Landutriculariensamen, die untersucht werden konnten (*U. montana*, *bifida*, *affinis*) tritt die Anlagen der Cotyledonen erst bei der Keimung auf. Leider konnte die letztere bei der vorliegenden Art nicht beobachtet werden, es muss deshalb dahingestellt bleiben, wie die Cotyledonen sich weiter entwickeln. Wahrscheinlich bildet, wenn wir nach Analogie schliessen dürfen, der eine sich als Laubblatt, der andere als Blase oder als Ausläufer aus. (Vgl. die Keimung von *Utric. montana* in *Flora* 1889 pag. 40 ff., und die unten zu beschreibende von *Utr. bifida* u. a.).

*Utr. orbiculata* ist die einzige *Utricularia* Art mit blasenlosen Laubblättern, welche ich im tropischen Asien zu sammeln Gelegenheit hatte. Andern (amerikanischen Arten) dieser Gruppe gegenüber erscheint sie als eine wenig differenzirte Form. Zum Vergleiche mögen deshalb einige Vertreter höher ausgebildeter Arten kurz besprochen werden.

## 2. *UTRIC. RENIFORMIS* A. DE ST. HIL.

Pl. XV. Fig. 91—95.

Diese von A. de St. Hilaire <sup>1)</sup> in Brasilien entdeckte Art besitzt Blätter mit nierenförmiger Spreite und langem Stiel. Die Maasse der kultivirten Pflanzen erreichen ohne Zweifel diejenigen der wild wachsenden nicht, indess sei hier ein Beispiel angeführt, welches wenigstens zeigen mag, dass es sich um eine recht stattliche Form handelt: Länge des Blattstiels 11 cm., grösste Breite der Blattfläche 7 cm. <sup>2)</sup> Die dicken, im Moose kriechenden raschwachsenden Ausläufer zeigen eine

1) A. de St. Hilaire, voyage dans les provinces de Rio de Janeiro et de Minas Geraes I. Paris 1830, pag. 224. — Eine Abbildung der für eine *Utricularia* gemein grossen Blüte sowie die Schilderung der Keimung werde ich anderwärts geben.

2) Der einzige an dem hier kultivirten (aus Kew erhaltenen) Exemplare bis jetzt entwickelte Blütenstand zeigt eine Länge von beinahe 1/2 m.

ähnliche Anordnung ihrer seitlichen Organe wie *Utr. orbiculata*. Auf der Oberseite stehen Blätter, auf den Flanken aber nicht wie bei jener Blasen, sondern reich verzweigte Ausläufer von wurzelähnlichem Habitus, an denen erst die Blasen sich finden. (Die Thatsache, dass an Stelle der Blasen bei einer andern Art blasentragende Ausläufer sich finden, steht nicht vereinzelt, man vergleiche die Keimung von *Utric. montana* mit der unten zu schildernden von *Utr. bifida*). Der Vegetationspunkt der stärkeren Ausläufer ist stark schneckenförmig eingerollt (Fig. 91, 93) zugleich geht aus den Abbildungen hervor, dass die seitlichen, blasentragenden Ausläufer (A) nicht auf der Mitte der Flanken, sondern der Oberseite genähert stehen. Bl. ist eine Blattanlage, welche genau auf der Oberseite steht, wie die Oberansicht eines andern Vegetationspunktes (Fig. 92) zeigt. In der Achsel des Blattes entsteht eine Sprossanlage, und zwar auch hier auf der dem Vegetationspunkt der Hauptachse abgekehrten Seite, aber stark nach einer Flanke zugekehrt, was jedenfalls damit zusammenhängt, dass die Medianebene des Blattes nicht die Längsachse des Sprosses in sich aufnimmt, sondern schief zu derselben steht. Übrigens greift, wie Fig. 95 zeigt, die Sprossanlage auf die Blattbasis hinauf; in Fig. 93 hat der Achselspross bereits auf der dem Tragblatt abgewendeten Seite einen Ausläufer entwickelt. Zunächst entstehen an demselben eine Anzahl rasch heranwachsender Ausläufer welche sich ebenso verhalten wie der (relative) Hauptspross an dem das Stützblatt steht, der Vegetationspunkt des Achselsprosses wird schliesslich wohl ebenso wie bei *Utr. orbiculata* zum Blütenstand, was, um die Pflanze nicht zu stören, nicht näher untersucht wurde.

Die flankenständigen Ausläufer verzweigen sich reichlich, ohne Blattbildung, wie sie ja auch selbst an dem Hauptsprosse ohne irgend eine Spur eines Deckblattes entstehen, an ihnen stehen auch die Blasen. Diese blasentragenden Ausläufer, welche das Substrat durchwuchern, stellen — von der Ernährungsthätigkeit der Blätter abgesehen — hauptsächlich die Ernährungsorgane dar, deren Vorhandensein das rasche Wachsthum und

die — *Utricularia orbiculata* gegenüber — sehr beträchtliche Grösse ermöglicht. Dass sie übrigens nicht wesentlich von den Ausläufern erster Ordnung verschieden sind, zeigt sich darin, dass sie wie jene auch rückenständige Sprossungen hervorbringen können. Nur sind das, wenigstens in den zur Beobachtung gelangten Fällen, keine Blätter sondern Ausläufer, an deren Basis aber ebenfalls ein radiär verzweigter Spross sich entwickelt. Übrigens zweifle ich nicht daran, dass diese blasentragenden Sprosse auch zur Blattbildung gebracht werden können. Darauf soll indess an anderem Orte zurückgekommen werden, hier genüge es, auf den Aufbau von *Utr. reniformis* kurz hingewiesen zu haben, was auch desshalb nicht zu umgehen war, weil derselbe wichtige Vergleichspunkte für die Gestaltung wasserbewohnende Arten wie *Utr. vulgaris*, *flexuosa* u. a. bietet.

### 3. *UTRICULARIA MONTANA*.

Von dieser Art wurde früher (Flora 1889) die Keimung beschrieben. Es bildet sich ein ganz wurzelloser radiärer Keim spross, an welchem zunächst ein Laubblatt und eine Blase (wohl als Kotyledonen) auftreten, dann ausser weiteren Blättern und Blasen auch Ausläufer. Letztere tragen in, im Allgemeinen, zweizeiliger Stellung Blasen und blasentragende Ausläufer mit schwach nach oben eingekrümmtem Vegetationspunkt, namentlich an dickeren Ausläufern, übrigens sind Abweichungen von der zweizeiligen Stellung häufig. Ausserdem können die Ausläufer auch Blätter hervorbringen, in einem genauer untersuchten Fall hatte das Blatt die zu erwartende Stellung, d. h. es stand um  $90^\circ$  von der Blaseninsertionsebene ab und trug einen Achselspross auf seiner dem Vegetationspunkt abgekehrten Seite. Ausserdem können auch Ausläufer auf der Rückenseite stehen (Fig. 90) also ein ähnlicher Fall wie er oben für die flankenständigen Ausläufer von *Utr. reniformis* geschildert wurde. Schon daraus geht hervor, wie unzutreffend Hovelacque's, auf Grund anatomischer Untersuchung, gewonnene Anschauung ist, wenn er die Ausläufer von *Utr. montana* bezeichnet als „feuilles re-



duites à leurs nervures" (a. a. O. pag. 676). Es wären das sonderbare Blattnerven, die unbegrenzt weiter wachsen, sich verzweigen und auf ihrem Rücken Blätter mit Achselsprossen hervorbringen!

Dass auf den Blättern der Keimpflanzen „Adventivsprosse“ häufig auftreten, wurde früher schon hervorgehoben, hier sei nur erwähnt, dass diese Sprossen an verschiedenen Stellen entstehen können<sup>1)</sup>: mitten auf der Blattfläche, auch ganz nahe an der Blattspitze und endlich auch aus dieser letztern selbst, wobei das Blatt dann als Ausläufer weiter wächst, ein Fall der aber seltener zu sein scheint, als die andern erwähnten. An älteren Blättern wurde „Adventivprossbildung“ bis jetzt nicht beobachtet.

#### 4. UTRICULARIA LONGIFOLIA.

Diese Art besitzt lange (-Maximum bei meinen Exemplaren 17 cm.) in einen kurzen Blattstiel verschmälerte Blätter. Diese Blätter können an ihrer Spitze als Ausläufer weiter wachsen<sup>2)</sup>. Fig. 88 zeigt das Anfangsstadium dieses Vorgangs: die als cylindrischer Ausläufer weiter wachsende Blattspitze hat seitlich rechts einen jungen Schlauch hervorgebracht, während Schläuche sonst nicht an den Blättern, sondern nur an den Ausläufern sich finden. Andererseits kommt auch der entgegengesetzte Fall vor, dass ein Ausläufer an der Spitze sich zu einem Blatte abflacht. In Fig. 89 ist ein Fall dargestellt, welcher die beiden Vorkommnisse dicht neben einander zeigt. Das zweite erkennt man daran, dass die kleine Blattfläche auf einem langen *blasentragenden* Blattstiel sich befindet.

Die Stellung der seitlichen Organe ist hier eine ziemlich unregelmässige. An einem dünnen Ausläufer war sie folgende: Blasen in zwei Reihen, auf dem Rücken des Ausläufers — aber nicht in *einer* Ebene — blasentragende Ausläufer und Blätter, von denen einzelne an der Spitze in blasentragende Ausläufer

1) Vgl. das a. a. O. pag. 41. Bemerkte.

2) Vgl. Flora 1889, pag. 293.



übergangen. Indess ist dies kein allgemeines Vorkommen. Ich habe keine andere Regel finden können, als die dass die Anordnung der seitlichen Organe eine annähernd dorsiventrale zu sein pflegt, indem z. B. an dicken Ausläufern seitliche Sprossungen auf den Flanken und der Oberseite auftreten. Indess fanden sich auch Ausläufer mit allseitiger Sprossung, also radiäre.

Wie wechselnd die Stellungsverhältnisse sind, wird übrigens die folgende Art zeigen.

## 5. UTRIC. BRYOPHILA.

Hier sei nur erwähnt einerseits die Organanordnung dieser Art, andererseits der Übergang von Blättern in Ausläufer. In ersterer Beziehung sind die Übergangsformen zwischen Blättern und Ausläufer von Interesse (vgl. Flora 1889, pag. 293 und die dort angeführte Notiz von Ridley) namentlich die, bei denen das (sonst gänzlich anhangslose) Blatt auf seiner Unterseite blasentragende Ausläufer hervorbringt (a. a. O. T. XIV, Fig. 2) und an der Spitze als Ausläufer weiter wächst. Es soll unten dargelegt werden, dass ein ganz analoger Fall bei einer andern Art *normal* vorkommt (von dem Auswachsen des Blattes abgesehen). An den untersuchten, wenig zahlreichen Ausläufern standen Blasen, seitliche Ausläufer und Blätter alle in einer Ebene zweizeilig angeordnet; ein Blatt einem Ausläufer zuweilen nahezu gegenüber. Einzelne Blätter waren unregelmässig verzweigt.

So sind also die Stellungsverhältnisse bei dieser ersten Abtheilung merkwürdig verschiedene und folgen keinem gemeinsamen Typus.

## II. Landformen mit blasentragenden Blättern.

### 6. UTRICULARIA WARBURGI. GOEB.

Pl. VII. Fig. 22—27.

Die Art, welche ich, weil sie mit keiner der mir zugänglichen Beschreibungen anderer Arten übereinstimmt, mit dem obigen Namen bezeichne, wurde von Dr. Warburg in Ningpo

(China) an einem Bergbache gefunden. Sie wuchs dort in den dichten Rasen eines Lebermooses, aus denen sie nur schwierig herauspräpariert werden konnte. Sie sei hier vorangestellt, weil sie bezüglich der Verzweigung einfache, mit denen von *Utric. orbiculata* übereinstimmende Verhältnisse aufweist. Wie bei dieser Art entstehen nämlich seitliche Ausläufer nur an der Basis der Blütenprosse, während die kriechenden (relativen) Hauptachsen nur zwei Reihen von Blasen, und, annähernd in rechtem Winkel dazu, auf der Oberseite Blätter und deren Achselsprosse tragen.

Die Blasen sind sehr charakteristisch gebaut, und finden unter den untersuchten Arten nur bei *Utr. rosea* ihr Analogon. Es sei auf Fig. 24 und 27 Pl. VII und die unten zu gebende zusammenfassende Schilderung der Blasen verwiesen.

Die Blätter zeigen einen allmählichen Übergang des Blattstiels in die Blattspreite und sind von *einem* Gefässbündel durchzogen. Das Blatt trägt gewöhnlich 2—3 Blasen, und zwar zwei derselben gewöhnlich in der Blattstielregion, eine auf der Blattunterseite.

Nicht selten liess sich am Grunde einer Inflorescenz die Samenschale nachweisen, woraus hervorgeht, dass erstere das Ende der Keimlingsachse darstellt. Ausserdem bilden sich sekundäre Inflorescenzen auf den Ausläufern, welche, am radiären Keimspross entstehen, und zwar in den Blattachsen. Wie Fig. 22 und Fig. 23 Pl. VII zeigen, wo St. das Stützblatt bedeutet, entstehen an den axillären Inflorescenzen Blätter und deckblattlose Ausläufer, und zwar bilden sich hier an der Inflorescenzachse andern Arten gegenüber verhältnissmässig viele Laubblätter, auch die Tragblätter der unteren Inflorescenzäste sind häufig noch Laubblätter; an diesen Ästen bildet sich nicht selten rechts und links zunächst ein Ausläufer. Von den im oberen Theile der Inflorescenzbasis stehenden Ausläufern sei erwähnt, dass dieselben lang und dünn sind, und zunächst nur Blasen und auch diese nur in grossen Abständen tragen, was hier angeführt sein mag, im Vergleich zu den, unten zu beschreibenden mit „Rhizoïden“ ausgestatteten Arten.

Im folgenden sei die Art kurz beschrieben.

*Utric. Warburgi* Goeb.; Blätter lineal-spatelförmig, einnervig bis 15 mm. lang. Blasen an Ausläufern und (in geringer Zahl) an den Blättern. Länge derselben bis 2, 3 mm. (Breite etwa  $\frac{1}{3}$  davon). An den 6—9 cm. langen Blütenschäften 4—6 gelbe Blüten, Blütenstiele kurz, ca. 1 mm. lang, Deckblätter lanzettlich der untere Theil desselben über den Insertionspunkt hinaus verlängert (so dass das Blatt schildförmig wird). Der vorgezogene untere Theil beträgt etwa  $\frac{1}{3}$  der Gesamtlänge. Auch die beiden Vorblätter der Blüten besitzen einen solchen, hier aber kürzeren Fortsatz. Es waren nur zwei gut erhaltene Blüten vorhanden. Dieselben zeigten Folgendes: Kelchblätter  $1\frac{1}{2}$  mm. lang, breit, fast kreisrund. Oberlippe der Blumenkrone ausgerandet. Gaumen der Unterlippe rahmenförmig aufgetrieben, am vorderen Rande mit zwei kurzen hornartigen Aussackungen. Der Sporn aufsteigend, der Unterlippe angeschmiegt, wenig länger als letztere, an der Spitze bei der einen Blüte zweitheilig, bei der andern ganz. Frucht bei der Reife von den Kelchblättern umhüllt (nur der stehenbleibende Griffel ragt über die letzteren hervor). Samen kurz eirund, fast kugelig (0,32—0,26 mm.) die dunkelbraune Samenschale mit kurzen, stumpfen Warzen (Aussackungen der Samenschalenzellen) bedeckt.

#### 7. UTRICULARIA BIFIDA.

Samen und Alkoholmaterial dieser Art erhielt ich aus Kew, ferner sammelte ich die Pflanze bei Peradenyia. Sie ist in Indien weit verbreitet, (throughout India, from Nepal and Assam to Ceylon and Malacca: — Hooker, flora Indica IV p. 328) und ebenso in Japan, China, Borneo und den Philippinen, gehört also zweifelsohne auch dem malayischen Archipel an und kommt, wie von Dr. Warburg am Fusse des Merapi gesammelte Exemplare, welche ich als *Utr. bifida* bestimmte, zeigen, auch in Java vor.

Die Keimung der Samen erinnert in wesentlichen Zügen an diejenige von *Utricularia montana*. Für diese wurde nachge-

wiesen, dass die Keimungsvorgänge scheinbar wenigstens wesentlich andere sind, als bei der bis dahin in ihrer Keimung allein bekannten *Utricul. vulgaris*.

Die Samen von *Utr. bifida* unterscheiden sich von denen der *Utr. montana* durch Gestalt und Grösse; erstere wird am besten aus der Abbildung Fig. 71 Pl. X ersichtlich sein, bezüglich letzterer sei bemerkt, dass der Samen eine Länge von nicht ganz 0,5 mm., eine grösste Breite von 0,25 mm. besass. Eben- sowenig als bei *Utr. montana* ist am ruhenden Embryo etwas von Organanlagen zu bemerken, und wie dort, und überhaupt bei allen untersuchten Land- und Wasserutricularien unterbleibt die Bildung einer Wurzel vollständig. Das Stammende des Embryo ist, auch abgesehen von seiner Lage, ausgezeichnet durch seine Gestalt und die Beschaffenheit seiner Zellen. Das Stammende ist nämlich etwas abgeschrägt und kleinzelliger als das übrige Gewebe des Embryo. Unterhalb desselben treten charakteristische Haarbildungen auf, wie sie auch auf andern Organen der Pflanze sich finden. Dann treten an der Embryospitze zwei Organanlagen auf, (Fig. 72 Pl. X) von denen die eine, in den Figuren mit B bezeichnet, sich zum ersten Blatt, die andere, A zu einem sehr langen Ausläufer entwickelt, während bei *Utr. montana* an deren Stelle eine Blase vorhanden ist. Zunächst entwickelt sich das Blatt, es sprengt die Samenschale (Fig. 71) und ist bald als schmales grünes Blättchen kenntlich, auf dessen Unterseite sehr früh schon eine Blase angelegt wird Fig. 75 (Bl.), zuweilen treten auch zwei Blasen auf. Die Stellung der Blasen auf der Unterseite des Blattes ist keine ganz constante. Meist stehen sie indess etwa in der Mitte zwischen dem Mittelnerv und dem Blattrand<sup>1)</sup>, von ersterem wird ein kleiner Seitennerv zur Blase abgezweigt, während das Blatt sonst nur einnervig ist; sind zwei Blasen vorhanden, so steht die eine rechts, die andere links vom Mittelnerv. Während das Blatt, seiner physiologischen Aufgabe entsprechend, sich über das Substrat erhebt, dringt der cylindrische Ausläufer —

---

1) Als Ausnahmefall wurde ein auf dem Mittelnerv inserirter Schlauch beobachtet.



(wahrscheinlich in Folge von negativen Heliotropismus) in dasselbe ein und erreicht beträchtliche Länge (vgl. Fig. 76. Pl. X), so dass er später nur sehr schwer unverletzt herauszuheben ist. An den, (nicht zahlreichen) Keimpflänzchen, welche mir zu Gebote standen, brachten diese Ausläufer nur einige wenige Blasen hervor.

Indess sind sie wohl auch zu weiterer Entwicklung befähigt. An ihren dem Lichte ausgesetzten Theilen können sie ergrünen, mehrfach fanden sich solche, die sich, abwärts wachsend zwischen Samenschale und Embryo eingedrängt hatten. (vgl. Fig. 75, wo die Samenschale abpräparirt ist).

Zwischen Blatt und Ausläufer, welche hier die Stelle der Kotyledonen einnehmen, ist früh schon der Sprossvegetationspunkt sichtbar, als schwache Erhebung von Theilungsgewebe, schon in jugendlichen Keimpflanzen wie die in Fig. 73 abgebildete, ist derselbe wahrnehmbar. Er liegt wie bei *Utr. montana* nicht genau in der Mitte zwischen den beiden Primärorganen, sondern dem einen Rande des ersten Blattes näher als dem andern; später erscheint der Vegetationspunkt als kleiner Höcker auf der Basis des Ausläufers; auch weiterhin tritt übrigens der Vegetationspunkt nur wenig hervor. Der Keimspross ist, ebenso wie ich diess früher für *Utr. montana* nachgewiesen habe, ein radiäres Gebilde, welches bei *Utr. bifida* ohne Zweifel mit einer Inflorescenz abschliesst, indess gediehen meine Keimpflanzen nicht soweit, um dies mit aller Sicherheit behaupten zu können. Auch hier wie bei allen Land-Utricularien wachsen die Blätter lange an der Spitze fort, man findet dort noch Theilungsgewebe, nachdem die übrigen Theile des Blattes längst in den Dauerzustand übergegangen sind. Im übrigen sei erwähnt, dass die Blätter schmal lineal sind, bei meinen Keimpflanzen besaßen dieselben Spaltöffnungen, welche den offenbar sehr nass kultivirten <sup>1)</sup> Exemplaren aus Kew (bezüglichden *Utricularia bifida* aus Ceylon s. unten) fehlten, die Blätter waren hier auch besonders lang, an ihrem basalen Ende sind die Blätter cylindrisch.

---

1) Darauf deutet auch hin, dass zwischen den Utricularien Spirogyren sich fanden.



An dem radiären Keimspross treten Blätter und „Ausläufer“ auf, letztere durchaus in Stellung und Entstehung ersteren entsprechend. Sie weichen aber von ihnen weit ab durch Gestalt, Wachsthum, und Bildung seitlicher Organe. Sie kriechen als dünne weisse Fäden im Substrat und tragen Blasen (die auch an den Blättern <sup>1)</sup> in Ein- bis Zweizahl, — aber durchaus nicht an allen — sich finden) Blätter und Ausläufer höherer Ordnung. Die gegenseitige Stellung dieser Organe ist folgende: (vgl. Fig. 77. Pl. XI). Die Blätter scheinen auf den Ausläufern annähernd in *einer* Reihe auf der Dorsalseite zu stehen, Abweichungen sind wegen der bedeutenden Länge der Ausläufer und der Internodien nicht leicht festzustellen. Wie bei den oben geschilderten Arten kehren die Blätter der Ausläufer ihre *Unterseite* (die blasentragende) dem Vegetationspunkt zu, während die an dem Keimspross stehenden zu dem Vegetationspunkt des letzteren die normale Orientirung haben.

Die Ausläufer höherer Ordnung und die Blasen stehen auf den Flanken (Fig. 77. Pl. X). Die Stellung pflegt die zu sein, dass unterhalb der Blatinserction, etwa in einem Abstand von 90° von derselben, ein Seitenspross entspringt, und an älteren Ausläufern, diesem gegenüberstehend noch ein zweiter (Fig. 61, 62) welcher etwas spaeter angelegt wird, als der erste; übrigens ist das Blatt, namentlich an älteren Ausläufern mit seiner Fläche meist nicht quer, sondern schief zur Längsachse des Ausläufers gerichtet, während an jüngeren (Keimpflanzen) Ausläufern die Querstellung deutlich hervortritt.

Es wurde oben erwähnt, dass der Keimspross radiär sei, und — nach Analogie anderer Arten, bei denen dies sicher festgestellt werden konnte — wahrscheinlich mit einer Inflorescenz abschliesse. Ausserdem bilden sich Inflorescenzen an den Ausläufern und zwar stehen dieselben stets in der Nähe der Blätter, (in den wenigen Fällen wo junge Inflorescenzanlagen zur Beobachtung kamen) an der Basis derselben in dem Raume zwischen Blatinserction und einem der flankenständigen Ausläufer.

---

1) Dichotomie eines Blatter wurde hier einmal beobachtet.

Die radiäre Inflorescenzanlage bringt bei *Utr. bifida* — wenigstens in den beobachteten Fällen — ausser den Deckblättern der Blüten, (welche im Jugendzustand die Blüte kapuzenförmig einhüllen) keine „Blätter“ hervor<sup>1)</sup>, dagegen an ihrer Basis Ausläufer. Zunächst solche der gewöhnlichen Art, also Blätter, Blasen und Ausläufer höherer Ordnung tragende. Diese kriechen der Hauptsache nach offenbar annähernd horizontal im Substrat, und dienen der weiteren vegetativen Ausbreitung der Pflanze. Oberhalb derselben schwillt die Inflorescenzachse an und es erscheinen an derselben — ebenfalls deckblattlos und exogen — Ausläufer anderer Art, Fig. 51, 52 (K), welche in das Substrat eindringen, und weder Blasen noch Blätter, sondern nur kurze zweizeilig gestellte Seitenzweige tragen. Sie stellen die Organe dar, welche an blühenden Utricularien der Herbarien vielfach allein vorhanden sind, als wurzelähnliche Bildungen erscheinen, und vielfach auch als Wurzeln bezeichnet wurden. Sie sollen hier „Rhizoiden“ genannt werden. Denn mit ächten Wurzeln haben sie offenbar nichts zu thun, weder besitzen sie eine Wurzelhaube, noch sonst eine der charakteristischen Wurzeleigenschaften, auch lässt sich ihre Homologie mit den übrigen „Ausläufern“ nachweisen, und ich bezweifle, nach Wahrnehmungen an andern Arten, nicht, dass sie in letztere übergehen können (vgl. z. B. *Utr. exoleta*). Wir können sie uns aus solchen entstanden denken, durch Unterdrückung der Blatt- und der Blasenbildung und durch Hemmung des Längenwachsthumms der Ausläufer höherer Ordnung<sup>2)</sup>. Die Funktion dieser Rhizoiden aber stimmt offenbar mit derjenigen der Wurzeln anderer Pflanzen im Wesentlichen überein, sie dienen einerseits zur Verankerung der Inflorescenz im Boden, andererseits der Ernährung derselben. Bei näherer Betrachtung

---

1) Nur fand ich einmal an dem Ausläufer einer Keimpflanze einen Seitenspross (an derselben Stelle, wo sonst die Inflorescenz steht, Fig. 78) aus dem Vegetationspunkt und einem Blatte bestehend. Da dasselbe seine Oberseite dem Vegetationspunkt zukehrt, so vermute ich, dass es sich nur die Anlage eines radiären Sprosses — also eines Blüthensprosses handelte.

2) Allerdings stehen die letzteren sich hier nicht, wie das sonst der Fall ist, annähernd gegenüber, sondern sind abwechselnd gestellt.

der Rhizoïden fällt zweierlei auf; die dichte Bedeckung der kurzen Seitenzweige mit schleimabsondernden Drüsen, (Vgl. Fig. 19) und die höhere Entwicklung der Gefässbündel. Auf die Anatomie der Utricularien soll hier nicht näher eingegangen werden. Es sei nur bemerkt, dass in den Blättern und den gewöhnlichen Ausläufern von *Utr. bifida* die Gefässbildung auf ein Gefäss reducirt zu sein pflegt, in den Rhizoïden dagegen finden sich zwei bis vier Ringgefässe (ob Tracheen oder Tracheiden vorliegen, wurde nicht untersucht) und dieselben sind weiter, als die in den Ausläufern und Blättern.

Die Funktion der Schleimdrüsen ist weniger klar. Sie finden sich in ganz ähnlicher Ausbildung auch auf den andern Theilen der Pflanze, nur viel weiter von einander entfernt. Sie sitzen besonderen, kleinen Zellen auf, und besitzen, ausser einer äusserst kurzen Zwischenzelle eine — scheinbar allein vorhandene — zwischen Cellulosehaut und Cuticula, schleimige Substanz absondernde, annähernd halbkugelige Endzelle. Ausser diesen Haaren kommen anders gestaltete noch an und in der Blase vor. Am Eingange in die mit eigenthümlichem Vorsprung des Stiels versehene Blase finden sich Haare mit zweizelligem Stiel und annähernd kugeligiger Endzelle, im Innern der Blase zweiarmlige Haare, Gebilde, auf die bei vergleichender Besprechung der Blasen zurückzukommen sein wird.

Welche Funktion die schleimabsondernden Haare haben, lässt sich zunächst nicht feststellen. Da sie sich auch bei wasserbewohnenden Formen finden, so liegt es nahe, an eine Schutzeinrichtung gegen Thiere zu denken; es ist, beiläufig bemerkt höchst auffallend, wie reichlich die Schleimabsonderung vieler Wasserpflanzen ist; ich werde auf diese Erscheinung bei anderer Gelegenheit näher eingehen. Bei den Rhizoïden der Landutricularien lässt sich leicht beobachten, dass der Schleimhülle, welche die Haare umgibt, Bodenpartikelchen ankleben. So ist nicht unwahrscheinlich, dass auch diese Eigenschaft mit zur Befestigung der Inflorescenz im Boden dient, eine Befestigung welche einerseits durch die sparrigen Äste der Rhizoïden, andererseits vielleicht durch die eben erwähnte Eigenthümlichkeit

bewirkt wird. Es braucht eine solche Befestigung ja nur eine temporäre zu sein; sie wird wegfallen können, einerseits bei sehr kleinen Inflorescenzen, andererseits bei solchen, die einem kräftigen im Substrate verborgenen Ausläufersystem entspringen, oder sich um Stützen winden, was bei manchen indischen Arten der Fall ist. Übrigens finden wir auch sonst bei den Pflanzen Einrichtungen um die Inflorescenzen in die richtige Lage zu bringen. Abgesehen von den wasserbewohnenden Formen, von denen einige Utricularien an der Basis der Inflorescenzäste radiär vertheilte (höchst wahrscheinlich umgebildete Ausläufer darstellende <sup>1)</sup> Schwimmblasen besitzen, möchte ich hier darauf hinweisen, wie auffallend viele Ranken resp. Hacken von Kletterpflanzen aus umgebildeten Inflorescenzen bestehen. Es seien hier nur genannt: *Antigonum leptopus*, *Uncaria*, *Vitis*. Es ist wahrscheinlich, dass ursprünglich nur einige Inflorescenzäste zu Kletterorganen umgebildet wurden, und so eine Befestigung der Inflorescenz eintrat, während späterhin bei vielen Inflorescenzen von vornherein eine vollständige Umbildung zum Kletterorgan stattfand.

Die *Utricularia*, welche ich als *Utr. bifida* in Ceylon sammelte, stimmt im Bau der Blasen völlig mit der oben beschriebenen überein (Blüthen und Früchte hatte ich leider nicht in hinreichender Zahl zu vergleichen Gelegenheit) ebenso bezüglich der Rhizoïdenbildung etc. Sie wuchs auf feuchtem lehmigem, dicht mit feinem Wurzelwerk durchzogenen Boden, aus dem die zarten Pflänzchen nur schwer herauszupräpariren waren.

Die Abweichungen bestanden darin, dass die Blätter viel kürzer waren, als bei der in Kew kultivirten Pflanze, und an der Spitze schwach ausgerandet, und dass die Stellung der Ausläufer sehr häufig die war, dass der eine der beiden mit einem Blatte etwa auf gleicher Höhe entspringende Ausläufer dem Blatte annähernd gegenüberstand, der andere nahe dessen Basis entsprang. Indess möchte ich auf beide Punkte nicht allzuviel Gewicht legen. Utricularien mit einfachen Blät-

---

1) Vergl. unten die Angaben über *Utricularia stellaris* und *Utr. inflata*.



tern lassen dieselben wenn sie im Wasser stehen, sehr viel länger und etwas schmaler werden, und die Stellung der seitlichen Organe an den Ausläufern ist ohnedies keine ganz constante. Auch bei der erst beschriebenen bifida ist der Abstand des ersten Ausläufers vom Blatte nicht selten beträchtlich grösser als  $90^\circ$ , und andererseits beobachtete ich bei der Ceylon-bifida Stellungen, welche sich der bei der ersten Art beschriebenen nähern. Jedenfalls stimmen beide Pflanzen in ihrer Organisation der Hauptsache nach überein, ob sie verschiedene Arten sind oder nicht, ist für die hier verfolgten Zwecke gleichgültig.

Erwähnt sei noch, dass bei der Ceylon-bifida Gabelung der Blätter mehrfach zur Beobachtung kam, auch fanden sich einmal an Stelle *Eines* Blattes deren zwei vor. In den Blasen fanden sich häufig kleine Crustaceen, organische und anorganische Körper, welche zuweilen den Innenraum der Blase ganz ausfüllten. Die Blasen der kultivirten Exemplare waren leer.

Besonders charakteristisch für die Blasen ist ein schmaler Vorsprung auf der Innenseite des Blasenstieles (Fig. 54), eine Eigenthümlichkeit, welche bei keiner der andern Arten angetroffen wurde.

#### 8. UTRICULARIA AFFINIS.

Die Organbildung von *Utricularia affinis* (so wurde eine bei Khandallah gesammelte kleine Art mit dunkelblauem (mit hellblauem Fleck versehenem) Gaumen, blau gestreifter Oberlippe und bläulichem Sporn bestimmt, deren Inflorescenz zuweilen — nicht immer — windet) habe ich früher <sup>1)</sup> schon kurz erläutert. Hier sei zunächst hervorgehoben, dass bei dieser Art an blühenden Pflanzen häufig unten an der Basis des Blüten sprosses die Samenschale, und der von ihr umschlossene Theil des Embryo nachgewiesen werden konnte. Es geht daraus mit aller Sicherheit hervor, dass der radiäre Keimspross sich zur

---

1) K. Goebel, der Aufbau von *Utricularia*, Flora 1889, pag. 291.



Inflorescenz verlängert. In dem a. a. O. abgebildeten Falle trug der Keimspross nur Ausläufer und oberhalb derselben Rhizoïden, (in der betreffenden Figur mit K bezeichnet) in andern Fällen finden sich an demselben auch einige Blätter, die ausserdem wie bei *Utr. bifida* auf den Ausläufern stehen, sie sind von denen der letztgenannten Art unterschieden durch ihre spatelförmige Gestalt: der annähernd cylindrische Blattstiel geht oben in eine von einem Mittelnerv durchzogene Blattfläche über; der Mittelnerv gibt gewöhnlich rechts und links einen Seitennerv ab, selten auf beiden Seiten zwei. Die Blätter tragen auf ihrer Unterseite gewöhnlich zwei Blasen, welche von denen der *Utr. bifida* leicht zu unterscheiden sind, einmal durch das Fehlen des charakteristischen Vorsprungs am Stiel, sodann durch die langgestielten Haare, mit welchen die Antennen der Blätter besetzt sind. In den Blasen fanden sich ausser kleinen Thieren, organischem Detritus und anorganischen Trümmern gelegentlich auch Diatomeen und Nostocaceenfäden. Den Drüsen nicht nur der Rhizoïden, sondern auch der übrigen Theile der Pflanze hafteten hier besonders viele kleine, dunkel gefärbte Humuspartikelchen an; die Blasen sind oft dicht mit dunkler Substanz gefüllt.

Die Stellung der seitlichen Organe an den Ausläufern stimmt mit der für *Utr. bifida* beschriebenen überein, und auch hier kommen Schwankungen vor bezüglich des Abstandes des Blattes von dem erstentstehenden kräftigeren Seitenspross, übrigens können die Seitensprosse gelegentlich auch von der Blatinser-tion entfernt stehen.

Erwähnenswerth ist noch das Verhalten der Rhizoïden, deren einziges centrales Gefäss auch hier relativ weit ist gegenüber dem in den beblätterten Ausläufern befindlichen. Einmal wurde an einem Rhizoïd auch eine Blase gefunden, was als Annäherung an das Verhalten der übrigen Ausläufer bemerkenswerth ist. Ferner findet man in dem Winkel zwischen der Insertion der Rhizoïden und der Inflorescenzachse nicht selten eine Knospe, wie sie in ähnlicher Weise höher hinauf am Blütenstand in der Achsel kleiner rudimentärer Schuppenblätter sich finden. Es

darf freilich daraus nicht ohne weiteres die Äquivalenz von Rhizoïd und Schuppenblatt erschlossen werden, denn die Achselknospe könnte ja im ersteren Fall auch ein basilarer Seitenspross des Rhizoides sein; allerdings es wäre auffallend, wenn die Anlage eines Inflorescenzastes das einmal auf der Basis eines Rhizoïds, das anderemal in der Axel einer Schuppe angelegt würde, und man wird daher mehr geneigt sein, die beiden Organe als homolog zu betrachten. Indess soll auf diese Frage unten noch des Näheren eingegangen werden. Hier sei nur noch erwähnt, dass ein Rhizoïd auch entstehen kann als seitlicher Auswuchs an der Achselknospe einer der obenerwähnten Schuppen; offenbar an der Stelle einer der kleinen rudimentären Blattanlagen, welche sonst an den Achselknospen zuerst auftreten, also an Stelle eines Vorblattes, ein Fall der keineswegs vereinzelt steht und für die Frage nach der Homologie der Organe von Bedeutung ist.

#### 9. UTRICULARIA ROSEA.

Diese Art zeichnet sich aus durch Blasen, welche mit denen von *Utr. Warburgi* der Hauptsache nach übereinstimmen, wie eine Vergleichung der Figuren 65 und 87 zeigen wird.

Freipräparirte Vegetationspunkte zeigen zweizeilige Blasenstellung (gelegentlich wurde aber hier sowohl als am Blattstiel eine Divergenz von  $90^\circ$  beobachtet) und rechtwinklig dazu ein Blatt, in dessen Nähe keine seitlichen Ausläufer standen; auf der dem Vegetationspunkt abgekehrten Seite stehen bei manchen Blättern Achselsprosse. Junge Blätter sind übrigens von Ausläufern schwer zu unterscheiden, da die Blätter einen ausserordentlich langen mit zahlreichen Blasen besetzten Stiel haben (Fig. 63) dessen oberen Theil sich zur Blattspreite abflacht. Letztere ist bei dieser Art in besonderem Maasse mit Schleimdrüsen besetzt. Auf den Blättern entspringen sehr häufig „Adventivsprosse“ sowohl auf dem cylindrischen Theile des Blattes, als auf der Blattfläche. Diese Adventivsprosse bringen in radiärer Vertheilung Blätter und blasentragende Ausläufer hervor. In Fig. 66 z. B. steht links (an einem Blattstiel) ein Adven-

tivspross. Derselbe hat im Ganzen vier seitliche Organe hervorgebracht, von denen eines je oben und unten liegen (von denen das letztere — das jüngste — schraffirt gezeichnet ist) die beiden andern rechts und links. Ebenso ist an dem in Fig. 63 gezeichneten Blatte etwa an der Grenze zwischen Stiel und Spreite ein Adventivspross sichtbar, ein sehr junges Stadium eines solchen ist in Fig. 67 wiedergegeben <sup>1)</sup>, Fig. 68 zeigt in der Achsel des rechts stehenden Blattes einen Achselspross, der zwei Blätter hervorgebracht hat. Sowohl auf dem nach links stehenden derselben, als auf dem Stützblatt selbst hat sich ein Adventivspross gebildet (Adv.). Die Blätter der Adventivsprosse sind viel kürzer gestielt, als die andern.

#### 10. *UTRICULARIA ELACHISTA*. GOEB.

Mit *Utricularia affinis* stimmt bezüglich der Blasenbildung <sup>2)</sup> ziemlich überein eine kleine, an demselben Standorte gefundene Art, welche ich als *Utricularia elachista* bezeichnen will. Sie ist ausgezeichnet durch ihre ausschliesslich kleistogamen Blüten. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie zu einer mit chasmogamen Blüten versehenen Art gehört; indess ist dies, da die sich öffnenden Blüten möglicherweise zu anderer Zeit oder an anderem Ort auftreten, an Spiritusmaterial natürlich nicht zu entscheiden. Kleistogame Blüten sind auch bei anderen *Utricularien* bekannt, so besitzt *Utricularia clandestina* Nutt: <sup>3)</sup> eine der schwimmenden, unserer *Utricularia vulgaris* ähnlichen Formen, solche an den untergetauchten Stammtheilen, und auch unter den terrestrischen Formen wird von *Utricularia subulata* eine „var. cleistogama“ angegeben <sup>4)</sup> (A. Gray, a. a. O. pag. 317). Unter den

---

1) Der Vegetationspunkt des Adventivsprosses hat erst ein nach der (durch den Pfeil bezeichneten) Blattspitze hin gekehrtes seitliches Organ hervorgebracht.

2) Aber nicht in der Beschaffenheit des Samens u. a.

3) Vgl. Asa Gray, Synoptical flora of North America II 316. Ueber die Form der Blumenkrone bei diesen Bleistogamen Blüten habe ich keine nähere Angabe gefunden.

4) Ob dieselbe eine wirkliche Varietät, oder wie mir wahrscheinlicher ist, eine durch Ueberschwemmung des Standortes bedingte Form ist, muss dahingestellt bleiben.

indischen Formen dagegen scheinen kleistogame Blüten bis jetzt nicht beobachtet worden zu sein, wenigstens finde ich keine Angabe darüber in Hooker's flora Indica.

Die Blätter stehen auch hier auf der Rückenseite der Ausläufer, und sind ausgezeichnet durch ihren langen cylindrischen Stiel und ihre kurze spatelförmige Blattfläche (vgl. Fig. 37) ihnen annähernd gegenüber <sup>1)</sup> stehen Ausläufer. Blasen finden sich einerseits am Blattstiel, andererseits, und zwar hier (wenn überhaupt) nur in der Einzahl, auf der Unterseite der Blätter, über die Gestaltung derselben gibt Fig. 38 Auskunft. Von sonstigen Stellungsverhältnissen sei erwähnt, dass die Ausläufer auch hier entfernt von den Blättern stehen können (vgl. Fig. 40) und dass die Blüten normal in dem Zwischenraum zwischen Blatt und Ausläufer stehen. (Fig. 40, 41). Wie aus der Abbildung hervorgeht, sind hier die Inflorescenzen ausserordentlich einfach ausgestattet, indem sie keine Ausläufer und keine Rhizoïden besitzen, sondern ausser der einzigen Blüte nur eine Schuppe, und die Anlage einer weiteren scheinbar seitlichen Sprossung, welche tiefer steht, als jene Schuppe und für die verkümmerte Anlage eines Ausläufers gehalten werden könnte. In Wirklichkeit aber ist jene Schuppe das Deckblatt der Blüte, welches dieselbe im Jugendzustand umhüllt, die gewölbte andere Anlage ist die zur Seite gedrängte Spitze der Inflorescenzachse, so dass wir es also mit einer äusserst verarmten, aber sonst mit der übrigen Utricularien übereinstimmenden Inflorescenz zu thun haben, während man zunächst eine einzelne Blüte, nicht eine Inflorescenz vor sich zu haben glaubt. Dass eine seitliche Blüte (an einer minimalen Inflorescenzachse) vorliegt, geht übrigens auch daraus hervor, dass die Blüte Vorblätter besitzt. Wenigstens sah ich bei einer noch jungen Blütenanlage deutlich solche, auf die Regelmässigkeit ihres Vorkommens habe ich nicht geachtet. Eigenthümlich ist die starke Krümmung, welche der Blütenstiel nahe seiner Basis vielfach ausführt. (vgl. Fig. 37, 40).

---

1) Zuweilen nähert sich der Abstand von Blatt und Seitenspross aber auch einem Winkel von 90°.



Alle die zahlreichen zur Untersuchung gelangten Blüten <sup>1)</sup> erwiesen sich als kleistogam. Sie bestehen aus einem tief zweitheiligen Kelche, welcher die zarte spornlose Blumenkrone und die in ihr enthaltenen übrigen Blüthenheile fast ganz umschliesst. Von den Kelchblättern ist das eine untere breiter als das obere, und meist mit einer Einkerbung an der Spitze versehen, zweinervig, das obere Kelchblatt dreinervig. Die reife Frucht umschliesst der Kelch zu etwa  $\frac{2}{3}$ . (Fig. 48), die zarte Krone lässt ebenfalls noch die Andeutung einer Gliederung in Ober- und Unterlippe, aber wie schon erwähnt, keinen Sporn mehr erkennen.

Eigenthümlich ist das Androecium. Es besteht zwar noch aus zwei Staubblättern, aber jedes derselben hat nur eine einfächerige, das knopfförmige Ende des Filamentes einnehmende Anthere, deren Durchmesser den des Filamentes wenig übertrifft (Fig. 47<sup>b</sup>). Es bildet diese Anthere verhältnissmässig wenig Pollenkörner, welche in der Anthere zu Pollenschläuchen auswachsen (Fig. 47<sup>a</sup>). Die Gestalt des Fruchtknotens mit seiner trichterförmig vertieften Narbe, wird aus Fig. 42 u. 50 hervorgehen. Bemerkenswerth ist die geringe Zahl von Samen (2—7) welche sich in der Frucht ausbilden, auch die Zahl der Samenanlagen ist andern Arten gegenüber eine geringe.

Die Samen sind durch Gestalt und Bau ihrer Samenschalenzellen ausgezeichnet. Sie sind auf zwei Seiten abgeflacht, etwa von der Form eines dicken Kuchens (vgl. Fig. 43, die Seitenansicht, und Fig. 44 die Flächenansicht eines Samens) dessen Durchmesser ca. 0,35 mm. beträgt. Die Samenschalenzellen sind ausgezeichnet durch die gelben bis braunen Verdickungsleisten, welche den Seitenwänden aufgesetzt sind, die Innenwand ist gleichmässig verdickt, während die schwach vorspringende Aussenwand der Testazellen glashell und ohne Verdickungsleisten ist. Es wurde auch eine Keimpflanze gefunden (Fig. 39) an welcher zwar nicht mehr alle Organe erhalten waren, aber

---

1) Die Blüten besitzen eine Länge von etwa 0,7 mm., sie dürften also mit zu den kleinsten gehören, welche bekannt sind, sie stehen im auffallenden Gegensatz gegen die etwa 80mal grösseren langgespornten Blüten von *Utr. reniformis*.



doch festzustellen war, dass der Keimspross radiär ist, er schliesst offenbar mit einer einblütigen Inflorescenz ab, die Blüte steht seitlich, während das verkümmernde Keimspross-ende noch einige ebenfalls verkümmernde Hochblätter trägt weiter unten entspringen an demselben Ausläufer der oben beschriebenen Form. Auch die hier befindliche Blüte war offenbar kleistogam. Um welch winzige Dimensionen es sich hier handelt, mag daraus hervorgehen, dass die Länge von dem unteren Ende des Samens bis zur oberen Spitze der Blüte nur 2,5 mm. betrug, es ist wohl keine andere Samenpflanze bekannt, die so geringe Grössenverhältnisse aufweist.

#### 11. *UTRICULARIA RETICULATA*. SM.

Diese verhältnissmässig stattliche Form ist namentlich in Reisfeldern nicht selten, und kommt auch fluthend in den Gräben derselben vor. Die Blätter solcher Formen sind sehr lang (8 cm. und länger, breit  $\frac{1}{2}$  mm.) und von einem dünnen Mittelstrang durchzogen, daneben fanden sich Blätter, welche in ihrem oberen Theile etwas breiter wurden, und drei Nerven aufwiesen; spärliche Spaltöffnungen finden sich auf beiden Blattformen auf der Blattoberseite (d. h. der nicht blasentragenden) namentlich in der Nähe des Randes. Das lange Blatt trägt zahlreiche Schläuche auf seiner Unterseite, dieselbe stehen nahe dem Blattrande (Fig. 82). Charakteristisch ist, dass die Blätter sehr zahlreiche „Adventivsprosse“ hervorbringen, von ganz bestimmter Stellung. Dieselben stehen nämlich in allen beobachteten Fällen zu den Blasen in der Beziehung, dass sie zwischen der Blase und dem Blattrande, nicht selten auf dem letzteren, ja zuweilen sogar auf die Blattoberseite übergreifend entstehen. Diese Adventivsprosse bilden sich ausserordentlich frühe, lange ehe die Blase ihre vollständige Ausbildung erreicht hat, so dass wohl anzunehmen ist, dass ihre Anlage nicht aus Dauergewebe, sondern von einer embryonal gebliebenen Stelle aus erfolgt. Nur selten fand sich eine Blase, neben welcher keine Adventivsprossanlage zu bemerken war. Die Anlage des Adventiv-

sprosses erscheint zunächst als ein einfacher Vegetationspunkt, an welchem frühe schon ein seitlicher auftritt, der gewöhnlich zu einem blasentragenden Ausläufer, seltener zu einem Blatte wird. So wenigstens glaube ich das Verhältniss der beiden Vegetationspunkte, welche deutlich getrennt erscheinen, auffassen zu sollen, ich muss aber zugeben, dass man auch annehmen könnte, es werde zuerst ein Ausläufer und auf dessen Basis frühzeitig schon ein zweiter Vegetationspunkt angelegt. Es ist dies eine Schwierigkeit, welche bei den Utricularien öfters wiederkehrt. Die oben mitgetheilte Auffassung scheint mir aber die näherliegende zu sein, zumal am Adventivspross noch mehr seitliche, radiär gestellte Organe sich bilden, schliesslich wird derselbe zum Blütenspross werden. Dagegen gelang es mir nicht, hier Inflorescenzen in den Blattachseln aufzufinden, obwohl mir das Vorhandensein derselben sehr wahrscheinlich ist. Die gegenseitige Stellung der Organe an den dünnen Achsen ist im Wesentlichen dieselbe wie bei den anderen vorbesprochenen Arten d. h. also Blätter — soweit dies bei den langen Internadien festzustellen war — in einer Reihe,  $90^\circ$  davon divergirend zwei Blasenreihen, und seitliche Ausläufer ebenfalls in einem Abstand von  $90$ — $c^a. 150^\circ$  vom Blatte. Nur stehen hier selten Blatt und (annähernd nur  $90^\circ$  oder mehr von ihm divergirende) seitliche Ausläufer zusammen, sondern man findet dieselben vielfach vereinzelt.

Die Inflorescenzen erreichen eine beträchtliche Länge, und besitzen die Fähigkeit sich um Stützen zu winden. An ihrer Basis befindet sich ein stark entwickeltes Rhizoïdensystem. Dass die Rhizoïden von anderen Ausläufern nicht wesentlich verschieden sind, ergibt sich daraus, dass nicht selten an denselben Blasen vorkommen.

Von besonderem Interesse war das Verhalten der Inflorescenzen von bei Nuwara Eliya in einem Wasserloch fluthend gesammelten Pflanzen. Während die Blüten von *Utricularia reticulata* unter normalen Verhältnissen 2 Vorblätter besitzen, fanden sich hier an Stelle der Vorblätter blasentragende Ausläufer (vgl. Fig. 83, 86). Diese Ausläufer können sich auch verzwei-

gen (und zwar wie es scheint in der Stellungsebene der Blasen) und einzelne derselben brachten auch Blätter und Seitenzweige hervor, was — wenn dies überhaupt noch nöthig wäre, ihre Homologie mit den anderen Ausläufern beweist.

Auf die theoretische Bedeutung dieser Thatsache wird unten zurückzukommen sein. Hier sei nur noch erwähnt, dass die betreffenden Inflorescenzen im Alkoholmaterial sämmtlich unten abgebrochen waren; ich möchte annehmen, dass sie dies auch schon im lebenden Zustand waren, und dass es sich bei dieser eigenartigen Entwicklung handelt um abgebrochene aber im Wasser schwimmend weiter fortwachsende Blütenstände, die übrigens an ihrem oberen Ende junge ganz normale und auch sich weiter entwickelnde (ob aber zum Aufblühen kommende?) Blütenanlagen tragen. Dass für derartige schwimmende Inflorescenzen die Entwicklung von Ausläufern die Erhaltung sichert, braucht kaum hervorgehoben zu werden, zugleich ist dieser Fall ein neues Beispiel für die grosse Vermehrungsfähigkeit der Utricularien, welche sich nicht beschränkt auf die Bildung von „Adventivsprossen“ auf den Blättern, sondern auch auf die Blütenstände sich erstreckt. Nicht nur dass aus der Basis derselben hier wie in anderen Fällen Ausläufer hervorgehen, auch an den Blüthenstielen selbst bilden sich, nach dem soeben erwähnten, unter Umständen solche. Eine nähere Bestimmung dieser Umstände wird sich hoffentlich durch die bereits eingeleiteten Kulturversuche ermitteln lassen. Hier möchte ich nur noch darauf hinweisen, dass der oben geschilderte Fall nicht wesentlich verschieden ist von dem einer directen Verlängerung der Blätter in „Ausläufer.“ In dem soeben beschriebenen Falle wachsen die Vorblattanlagen offenbar von *vornherein* in Ausläufer aus, während das in den anderen Fällen auf einer späteren Stufe der Blattentwicklung geschieht.

### III. Utricularien mit Blättern, welche normal Ausläufer tragen.

#### 12. UTRICULARIA COERULEA L.

Diese Art, welche ich bei Peradenyia auf überrieselten Boden sammelte, zeichnet sich durch mancherlei Abweichungen von den übrigen Formen aus. Dies gilt schon von den Stellungsverhältnissen.

Betrachten wir z. B. Fig. 1, welche ein junge Inflorescenz (I f) und eine Anzahl von derselben ausgehende Ausläufern darstellt. An einem derselben sind einige Blätter beziffert, 1 und 2 stehen auf der nach oben gekehrten Seite des Ausläufers, ihnen annähernd gegenüber je ein Ausläufer (welcher bei 2 eine Strecke weiter nach vorne liegt). Das dritte Blatt aber, welchem ebenfalls ein Ausläufer gegenübersteht, steht seitlich, macht also mit 2 einen Winkel von annähernd  $90^\circ$  und das wiederholt sich auch sonst sehr häufig. Es lässt sich bezüglich der Stellungsverhältnisse kaum eine andere Regel aufstellen, als dass gewöhnlich ein Blatt und ein Ausläufer *annähernd* einander gegenüberstehen, wie dies auch die Vegetationspunktsansicht Fig. 18 ergibt. Indess findet weder eine konstante Divergenz beider benachbarter Organe statt, der seitliche Abstand derselben ist nicht selten geringer als  $180^\circ$ , noch ein genaues Gegenüberstehen. Blätter und Ausläufer können wie Fig. 16 zeigt, auch einzeln stehen, und ferner können Blätter auch auf zwei entgegengesetzten Seiten des kriechenden Stämmchens sich finden (Fig. 16). Man wird, namentlich da oft auf lange Strecken die Stellung eine annähernd zweizeilige (Blätter oben, Ausläufer unten) ist, zunächst geneigt sein, anzunehmen, dass diese Unregelmässigkeiten der Stellung ihren Grund in einer Drehung der Stengelinternodien haben. Allein dafür konnte keinerlei Beweis aufgefunden werden, weder in dem Verlauf der Zellreihen noch in anderen Verhältnissen; sondern es bleibt zunächst nichts anderes übrig, als zu sagen, dass der verhältnismässigen Regelmässigkeit der Stellung der seitlichen Organe



der Ausläufer anderer Utricularien gegenüber hier Unregelmäßigkeiten vorkommen, indem statt einer annähernd dorsiventralen Anordnung der Blätter (welche auch hier streckenweise innegehalten wird) ein Abstand derselben von einander bis zu  $180^\circ$  tritt. Die Blasen stehen an den Ausläufern ziemlich spärlich, desshalb ist es nicht leicht ihre Anordnung zu bestimmen. Doch scheinen sie wie gewöhnlich unter einander einen Abstand von annähernd  $180^\circ$  zu haben.

Auch die Blätter verhalten sich eigenthümlich. Ihre Grösse schwankt innerhalb ziemlich weiter Grenzen, manche werden bis zu 4 cm. lang. Spreite und Stiel gehen allmählig in einander über, bei manchen Blättern ist der als Stiel zu bezeichnende cylindrische Theil übrigens sehr kurz. Ebenso schwankend ist die Zahl der Blattnerven. Zuweilen gibt der Mittelnerv rechts und links nur je einen Seitennerv ab, häufig aber, wie auch die Figuren zeigen, deren mehr, im Uebrigen darf wohl bezüglich des Nervenverlaufes auf dieselben verwiesen werden.

Die Blätter tragen auf ihrer Unterseite <sup>1)</sup> theils Blasen, theils, und zwar in viel grösserer Zahl, Ausläufer, beide Organe stimmen in ihrer Stellung ganz überein, indem sie entweder unmittelbar über einem Blattnerven entspringen, oder wenn sie (was viel seltener der Fall ist) seitlich von einem solchen stehen, einen kurzen Seitennerven von ihm erhalten. An dem cylindrischen Theile des Blattes nehmen die seitlichen Organe (die hier aber seltener vorhanden sind) Seitenstellung ein, übrigens finden sich zahlreiche Blätter ohne Blasen, während ich solche ohne Ausläufer nicht beobachtet habe. Offenbar ist diese Thatsache, welche bei andern untersuchten Arten sich nicht fand, eine höchst eigenthümliche. Die blattbürtigen Ausläufer treten namentlich an grösseren Blättern in nicht unbeträchtlicher Zahl auf (bis zu einem Dutzend wurden gezählt) auf dem in Fig. 3 abgebildeten Blatte sind z. B. deren 7 vorhanden, und

---

1) An den Ausläufern sind die Blätter schon frühe so gestellt, dass sie dem Vegetationspunkt eher eine Kante als eine Fläche zuwenden, indess kann, namentlich wenn man die andern Arten vergleicht, über die Orientirung der Seiten kein Zweifel sein.



da das Blatt an seiner Spitze lange fortwächst, so würden an demselben in, nach der Blattspitze, fortschreitender Reihenfolge noch neue Ausläufer entstehen können. Zugleich geht aus dieser, wie aus den anderen Figuren hervor, dass die Ausläufer abwechselnd rechts und links, dem Blattrande genähert auftreten.

Was ihre Weiterentwicklung betrifft, so bleiben sie, so lange sie mit dem Blatte im Zusammenhang sind, meist kurz. Nicht gerade selten tragen sie Blasen, bei einzelnen wurde auch Verzweigung beobachtet und es kann keinem Zweifel unterliegen dass sie den Ausläufern zweiter Ordnung (welche meist den Blättern gegenüberstehen) gleichwerthig sind, auch diese pflegen, wie auch bei anderen Arten, zunächst nur Blasen hervorzubringen, können aber später auch zur Bildung von Blättern und Seitenzweigen übergehen.

Noch merkwürdiger, als das Vorkommen dieser blattbürtigen Ausläufer ist, dass an Stelle derselben auch Blätter auftreten können, so dass also ein Blatt aus einem andern entspringt! Es ist freilich ein morphologisches Paradoxon, indess nichts destoweniger Thatsache. Ich habe mich wiederholt davon überzeugt, dass in der That ein „Blatt“ aus einem anderen entspringen kann, und dass nicht etwa an der Basis des Sekundärblattes ein Vegetationspunkt vorhanden ist, an dem es entstanden sein könnte. In Fig. 16 an dem am meisten rechts stehenden Blatte entspringt z. B. ein solches Sekundärblatt und einen ähnlichen Fall zeigt Fig. 14<sup>b</sup>; in beiden Beispielen hat das Sekundärblatt auf seiner Unterseite bereits einen Ausläufer erzeugt. Eine (freilich nicht häufige) Combination zeigt, aus einem Blatte entspringend, eine Blase, einen blasentragenden Ausläufer und ein Sekundärblatt. Dass in der That alle diese Bildungen gleichartig sind, darauf wird unten zurückzukommen sein, wenn die Gestaltungsverhältnisse vergleichend besprochen werden.

Es wurde oben bemerkt, dass sich in vielen Fällen sicher feststellen lasse, dass die Sekundärblätter direct aus einem anderen Blatte hervorsprossen, ebenso wie die Ausläufer. Hier sei noch hinzugefügt, dass an der Basis der letzteren — und zwar, wie es scheint, nicht mit ihnen im Zusammenhang —

nicht selten ein, zu einem „Adventivspross“ auswachsender Vegetationspunkt auftritt (vgl. Fig. 13) aus welchem Blätter und Ausläufer sich entwickeln (Fig. 12) und schliesslich ein Blütenstand hervorgehen kann. Ausserdem entstehen Blütenstände auch hier in den Blattachseln. Die erste Anlage derselben erfolgt an dem hinteren (vom Vegetationspunkt abgekehrten) Rande des Blattes. In Fig. 15 bedeutet b die Basis eines Blattes, (A ist der demselben gegenüberstehende Achselspross) die Lage des Vegetationspunktes wird durch den Pfeil angedeutet. Der Achselspross A hat bereits ein Seitenorgan angelegt, und zwar wird dasselbe zu einem Ausläufer. Solche entstehen, wie auch Fig. 2 zeigt, wo St das Stützblatt des radiären Achselsprosses ist, an demselben noch ehe er irgend eine beträchtliche Grösse erreicht hat. Und zwar sind die zuerst entstehenden Ausläufer vegetative, blatttragende. Der in der Figur rechts nach oben stehende (A) hat schon ein Blatt und einen demselben gegenüberstehenden Ausläufer hervorgebracht; Blätter werden hier am Inflorescenzzschaft mit Ausnahme der über den „Rhizoïden“ stehenden nicht entwickelt, so weit die Beobachtung reicht (vgl. auch die Inflorescenz Fig. 1).

Rhizoïden finden sich oberhalb der vegetativen Ausläufer und von denselben durch ihre Richtung abweichend in grosser Zahl (Fig. 10 K.) bezüglich der Stellung ihrer kurzen, mit schleimabsondernden Haaren dicht bedeckten Seitenzweige sei erwähnt, dass dieselbe keine regelmässig zweizeilige ist, (Fig. 84) indess möchte ich auf die Stellungsverhältnisse hier nicht näher eingehen. Wie Fig. 10 zeigt gehen die Rhizoïden an der Inflorescenzachse ziemlich hoch hinauf. An diesen weiter oben stehenden Rhizoïden lassen sich eigenartige Stellungsverhältnisse beobachten. So zeigt z. B. Fig. 85 ein Rhizoïd in dessen Achsel drei Bildungen stehen: eine Knospe und rechts und links von derselben je ein Rhizoïd. Nicht selten fehlt auch die Knospe in der Mitte und nur die beiden, rechts und links stehenden Rhizoïden sind vorhanden; indess kann man wohl unbedenklich in diesem Falle die Knospe als fehlgeschlagen betrachten, und das Stellungsverhältniss in der Weise auffassen, dass in der Achsel des

Rhizoïds ein Achselspross auftritt, der rechts und links je ein weiteres Rhizoïd erzeugt, ein Fall welcher ja sehr an den von *Utricularia reticulata* (für bestimmte Fälle) oben geschilderten erinnert. Diese Auffassung wird wesentlich unterstützt durch Fälle wie den in Fig. 84 dargestellten. Hier handelt es sich nur um eine der in der unteren Region des Infloreszenzschafes stehenden Schuppen. Dieselbe hat ein axillares Gebilde entwickelt in der Weise, dass zwar der eigentliche Achselspross selbst fehlgeschlagen ist, aber rechts und links ein Rhizoïd entwickelt hat. Einige Beobachtungen deuten übrigens darauf hin, dass die Rhizoïden an ihrem Ende in vegetative Sprosse übergehen können. Leider kann ich über die Keimung dieser Art nichts berichten, da unter dem untersuchten Material keine Keimpflanzen sich befanden und Bitten um Zusendung von Samen in Peradenyia keine Berücksichtigung fanden.

Im Obigen wurden die „normalen“ Erscheinungen im Entwicklungsgange dieser Art kurz geschildert. Hier sei nur noch erwähnt, dass es auch an „abnormen“ Erscheinungen nicht fehlt, Gabelungen von Blättern (vgl. z. B. Fig. 15 rechts) und Ausläufern, das Vorkommen von zwei dicht neben einander stehenden Blättern statt eines (was „comparative Morphologen“ vielleicht als ein „congenitales Dedoublement“ bezeichnen würden) und Anderes. Indem ich die Schilderung derartiger Fälle hier unterlasse, möchte ich nur auf einen Punkt hinweisen. Es wurde oben (vgl. auch Flora 1889 pag. 294) *Utricularia bryophila* kurz geschildert, eine afrikanische Art, deren Blätter normal keine Anhangsorgane besitzen, also ähnlich sich verhalten, wie die von *Utricularia orbiculata*. Ich habe indess Mittelformen zwischen Ausläufern und Blättern beobachtet, d. h. solche, die in ihrem unteren Theile ganz Blattscharacter trugen, an der Spitze aber sich in einen Ausläufer verlängerten. Hier fanden sich auf der Blattunterseite 3 Ausläufer und eine Blase, also ein Verhältniss, wie es ganz dem für die oben geschilderte *Utricularia*-Art nachgewiesenen entspricht, nur dass hier konstant sich findet, was bei *Utricularia bryophila* nur Ausnahme ist.

Ausser den geschilderten Arten wurden noch einige weitere, nicht näher bestimmbar untersucht. Indess boten diese nichts wesentlich Neues, sondern nur Gestaltungsverhältnisse, wie sie auch bei den anderen Arten sich vorfanden. *Utricularia coerulea* wurde hier zum Schlusse besprochen, weil es gewissermassen das Endglied einer Kette bildet. Am Anfang derselben sehen wir die Blätter scharf von den Ausläufern in ihrer Gestaltung verschieden (obwohl bei einigen Arten ein Uebergang des Blattes in einen Ausläufer nachgewiesen wurde) am Ende sehen wir im Blatt ein Organ, an dem seitliche Ausläufer entstehen, ein Organ also, das, von seiner Form abgesehen, mit den Ausläufern grosse Uebereinstimmung zeigt.

## B. WASSERFORMEN.

### 13. *UTRICULARIA FLEXUOSA*. VAHL.

Diese Art <sup>1)</sup> ist in Indien und dem Malayischen Archipel offenbar weit verbreitet, sie scheint dort eine ähnliche Rolle zu spielen, wie bei uns *Utric. vulgaris*. Mit derselben theilt sie auch vollständig den Aufbau. Untersucht man einen der schwimmenden Sprosse, so zeigt sich der Vegetationspunkt stark eingerollt, (Fig. 101, 102, 103) auf seinen beiden Flanken steht je eine Blattrihe, und auch die Entwicklung der Blätter stimmt insofern mit derjenigen von *Utr. vulgaris* überein, als zunächst eine Gabelung des Blatthöckers eintritt, worauf die beiden Blatttheile sich seitlich verzweigen. Ausserdem finden sich auf der Sprossoberseite in ziemlich grosser Zahl die von Pringsheim bei *Utr. vulgaris* zuerst gefundenen rankenähnlichen Sprosse. (R. Fig. 101).

Dieselben sind ebenfalls mit eingerolltem Vegetationspunkt versehen (Fig. 105) und tragen zwei Reihen ganzrandiger, mit Spaltöffnungen versehener „Blätter“, welche muschelförmig gekrümmt den Vegetationspunkt umschliessen. Das unterste In-

---

1) Ob nicht unter diesem Namen mehrere Arten zusammengefasst werden, bleibe hier unerörtert.



ternodium ist sehr lang und dünn. Leider habe ich nicht ermitteln können, was aus diesen Sprossen wird. Es liegt aber sehr nahe, anzunehmen, dass diese fadendünnen Sprosse an ihrer Basis sich ablösen, und dann zu selbstständigen Sprossen werden. Uebrigens stehen diese dorsalen Sprosse nicht genau in der Mittellinie, sondern einer der Flanken genähert.

Noch mehr gegen die Flanken hin stehen die Inflorescenzen. (Fig. 102 u. 103). Nie findet man dieselben isolirt, sondern stets in Verbindung mit einem aus ihrer Basis entspringenden beblätterten Spross. (Bs. Fig. 102, vergl. Fig. 104 rechts). Es ist der Entwicklungsgeschichte nach nicht leicht zu sagen, was das genetische Verhältniss dieses Sprosses zu dem radiären Inflorescenzspross ist. Denn beide erscheinen schon in *sehr* früher Jugend mit einander im Zusammenhang. Man kann, mangels eines direkten entwicklungsgeschichtlichen Nachweises von verschiedenen Analogieen ausgehen, und demgemäss entweder den Inflorescenzspross oder den Ausläufer als das Primäre betrachten. Letzteres würde z. B. zu geschehen haben, wenn man den so früh auftretenden Ausläufer als homolog einem Blatte von *Utr. reniforme* betrachtet, was um so eher berechtigt ist, als, wie oben gezeigt wurde, in der That an Stelle dieser Blätter auch Ausläufer auftreten können. Wie das dorsal auf dem Ausläufer stehende Blatt in seiner Achsel, bezw. auf seiner Basis eine Inflorescenz hervorbringt, so auch hier der Ausläufer den Inflorescenzspross. Da indess bei andern Wasserutricularien Ausläufer in den Achseln der Blätter sich finden, so kann man auch den Ausläufer als über einer Blattachsel entspringenden Seitenspross betrachten, auf dessen Basis eine Inflorescenzanlage entsteht.

Im andern Fall, wenn letztere das Primäre ist, so würde die Inflorescenz ein „hyperaxillarer Seitenspross“ eines der flankenständigen Blätter sein, der sehr früh einen vegetativen Ausläufer entwickelt, wie denn an der Basis des Inflorescenzschafes noch andere Seitensprosse sich finden. Es sind dies am blühenden Spross etwa 1 cm. lange, radiär vertheilte (wenigstens zunächst) rudimentär bleibende Sprosse (vgl. die Jugendstadien S. in Fig. 104), besetzt mit zweizeilig angeordneten, mit zahl-



reichen Drüsenhaaren bedeckten Blättern, annähernd von der Form, wie das von *Utr. exoleta* in Fig. 114 abgebildete. Dieselben sind blasenlos und stellen Hemmungsbildungen von Laubblättern dar.

Die Anlegung der Inflorescenz geschieht schon sehr frühe. Wie dies früher schon von mir für *Utr. vulgaris* angegeben wurde, steht die Inflorescenzanlage nicht in der Blattachsel, sondern zwischen zwei Blättern oberhalb der Insertion derselben; man kann sie in Fig. 103 als zu dem hinter ihr stehenden Blatt gehörig betrachten. Die Inflorescenzanlage tritt auf als breiter, massiger Höcker. Dies könnte dafür sprechen, dass die Inflorescenzanlage das Primäre ist, der dem „Stützblatte“ zugekehrte Ausläufer ein ausserordentlich früh auftretender Seitenspross.

#### 14. *UTRICULARIA STELLARIS*.

Von den übrigen indischen Arten weicht *Utricularia stellaris* dadurch ab, dass sie — etwa in der Mitte des Blütenstiels — blasig aufgetriebene Organe besitzt, welche Wight (illustrations of Indian botany, in Hooker, botanic. Miscellany vol. III pag. 92) folgendermassen schildert:

„The scape springs from the axil of a branch and rises to the surface of water in which situation it is retained by six or eight ovate, oblong, sessile, cellular bearded bladders, attached to about its middle. These have been called bracteae but, in my opinion, erroneously, as the flowers are furnished besides with scales or bracteae at the base of each pedicel as in the other species of this genus. They ought therefore rather to be considered supports (fulera) or floats, than bracteae.“ In dem letzten Satz ist die biologische Bedeutung dieser Organe offenbar confundirt mit der morphologischen, über welche mit der Bezeichnung „fulera“ noch nichts ausgesagt ist.

Leider hatte ich keine Gelegenheit *Utr. stellaris* zu untersuchen. Aber ich glaube die Lücke einigermaßen ausfüllen zu können durch eine kurze Schilderung der Inflorescenzbildung

von *Utr. inflata*, eine nordamerikanische Art <sup>1)</sup>, welche offenbar ganz ähnliche Einrichtungen besitzt, wie *Utr. stellaris*.

Auch hier findet sich nämlich am Inflorescenzstiel ein Kranz von Schwimmorganen mit ungemein entwickelten Lufträumen. An der Spitze sind dieselben in feine Zipfel gabelig zertheilt.

Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ergab, dass die Blütenstände von *Utr. inflata* in derselben Weise entstehen wie diejenigen von *Utr. flexuosa* („rankenähnliche Sprosse“ waren hier nicht vorhanden.) Schon früh entstehen an dem Inflorescenzschaft annähernd wirtelig stehende Aussprossungen, (Fig. 98) welche später dann sich verästeln und die junge Inflorescenz eine Zeit lang dicht einhüllen. Diese Schwimmorgane sind nun meiner Ansicht nach homolog den an der Inflorescenzbasis von *Utr. flexuosa* auftretenden Ausläufern. Wie Fig. 99 zeigt, verästeln sie sich zweizeilig, die seitlich ihrerseits gabelig verzweigten Organe entsprechen den „Blättern“ der Hauptsprosse. Allerdings geht auch die Spitze des Schwimmorgans schliesslich in gabeliger Verzweigung auf, allein dies kann aus unten angeführten allgemeinen Gründen gegen die angeführte Homologie mit den Ausläufern nichts beweisen, und auch der Vegetationspunkt der mit den krallenförmig gekrümmten Blätter versehenen Sprosses (bei *Utr. flexuosa* etc.), ist von den seitlichen Auszweigungen schon bald nicht mehr zu unterscheiden.

Mit den Bracteen können die Schwimmorgane nicht wohl homolog sein, da die ersteren stets ungetheilt sind. Sonstige Blattorgane aber treten an den Inflorescenzen der Wasserformen nicht auf. Ausser den Schwimmorganen steht weiter unten an der Inflorescenz vielfach (aber nicht immer) eine rudimentär bleibende Ausläuferanlage (nicht zu verwechseln mit dem sehr kräftig heranwachsenden Ausläufer A an der Inflorescenzbasis (Fig. 97 Pl. XII). Blasen finden sich an den Schwimmorganen nicht, dagegen können auf denselben Adventivsprosse auftreten, wie sie auch auf den Blättern sich nicht selten finden, und zwar der Unterseite derselben genähert in einer Blattgabelung

---

1) Ich verdanke dieselbe der Freundlichkeit des Herrn Professor Farlow.

(Fig. 100). Der untere Theil des Schwimmorgans wird durch Bildung grosser Luftkammern (von einander durch Gewebeplatten getrennt) sehr schwammig

*Nachträglicher Zusatz.*

Durch die freundliche Vermittlung von Herrn Dr. D. Brandis erhielt ich aus dem botanischen Garten von Calcutta neuerdings Alkoholmaterial von *Utricularia stellaris*. Die oben ausgesprochene Vermuthung, dass dieselbe hinsichtlich der Inflorescenzbildung mit *Utr. inflata* übereinstimme, fand sich durchaus bestätigt, Stellung und Anlage des Blütenstandes erwiesen sich ganz so, wie es oben für *Utr. inflata* geschildert wurde, nur stehen die Schwimmorgane weniger auf gleicher Höhe als dort.

Eigenthümlich ist die Blattbildung von *Utr. stellaris*, von der ich hier nur kurz Folgendes bemerken möchte. Die Blätter der wasserbewohnenden Utricularien sind bekanntlich fein zertheilt, und besitzen demgemäss keine zusammenhängende Blattfläche (wenigstens nicht die normalvegetirenden Blätter). An den Blättern von *Utr. stellaris* bemerkt man leicht mit blossen Auge dass ein *Theil* derselben abweichend ausgebildet ist, es ist dieser Blatttheil kleiner als das übrige Blatt, und besitzt eine Blattfläche, von der einzelne stark mit Haaren besetzte Blattstrahlen ausgehen. Es ist dies der der Stengeloberseite zugekehrte Blattstrahl. Dieser weicht von den andern Blattstrahlen frühe schon ab, er ist viel kleiner als dieselben, und erscheint als flossenförmiges Anhängsel des Blattes, welches sich durch wiederholte Gabelung verästelt. Leider vermag ich nicht anzugeben welche biologische Bedeutung diesen eigenthümlichen Gebilden etwa zukommt.

15. *UTRICULARIA EXOLETA.*

Diese kleine Art, welche in den Wasserkübeln des Buitenzorger Gartens vorkommt, auch in Reisfeldern in Ceylon von mir gesammelt wurde, ist in mehrfacher Weise von Interesse als Typus einer einfach gegliederten Wasser-Utricularia. Die

Keimung konnte ich an Material untersuchen, welches Herr Dr. Karsten mir zu senden die Freundlichkeit hatte.

Die Gestalt der flachen, breitgeflügelten Samen ergibt sich aus Fig. 108 u. 111, wo die Samenschale mit gezeichnet ist, auf der einen Seite besitzt die Samenschale einen dunkeln Fleck, der wol die Anheftungsstelle derselben bezeichnet. Der Längsdurchmesser des Samens betrug in einem gemessenen Falle nicht ganz 1 mm., wahrscheinlich schwimmen die Samen vermöge ihrer schwammigen Samenschale und können so durch Wasserströmungen verbreitet werden. Die Keimungserscheinungen fanden (bei dem nicht sehr zahlreichen untersuchten Material) nicht in durchgehends gleicher Weise statt. Als häufigster Fall lässt sich der bezeichnen, dass sich aus dem Samen drei Gebilde entwickeln: zwei einfache, am Ende zugespitzte, annähernd cylindrische Primärblätter, welche als Kotyledonen bezeichnet werden sollen, und zwischen ihnen ein „Ausläufer“, welcher sich zu dem schwimmenden Stamme entwickelt, der zweizeilig beblättert ist. Fig. 108, 109, 110. Was die gegenseitige Stellung dieser Gebilde anbelangt, so sei erwähnt, dass auf den jüngsten beobachteten Stadien, die kleinen die Primärblätter darstellenden Höcker einander gegenüber stehen. Es scheint mir auch kein Grund vorzuliegen, wesshalb man dieselben nicht als Kotyledonen bezeichnen sollte.

Zwischen ihnen steht der zum Ausläufer sich entwickelnde Höcker. Indess betrachte ich denselben aus Analogiegründen auch hier als *seitlich* am Keimspross stehend, wobei der Vegetationspunkt des letzteren nicht mehr deutlich hervortritt. Es wird die Berechtigung einer solchen Anschauung aus dem unten Mitzuteilenden wol hervorgehen <sup>1)</sup>. Hier sei nur bemerkt, dass auch folgende Thatsachen dafür sprechen. Man sieht an etwas älteren Stadien, wie das in Fig. 110 abgebildete, den Ausläufer nicht genau in der Mitte zwischen den Kotyledonen, sondern mehr nach hinten; vor demselben befindet sich eine

---

1) Zudem darf wol daran erinnert werden, dass auch bei manchen andern Pflanzen z. B. einigen Monokotylen der Vegetationspunkt des Embryo so wenig deutlich vorhanden ist, dass die ersten Blätter aus einander zu entspringen scheinen.



Kuppe grosszelligen Gewebes, welche wol die Stelle des sich nicht weiter entwickelnden primären Keimvegetationspunktes darstellt. Wahrscheinlich verläuft die Entwicklung so, dass der Embryo, ähnlich wie dies oben für *Utricularia montana* und *Utr. bifida* geschildert wurde, zunächst an seinem vorderen Ende schräg abgestutzt wird, aus diesem Teile die Kotyledonen entwickelt, während der Vegetationspunkt unterhalb derselben, und nicht genau zwischen ihnen liegt.

An der Basis des Ausläufers entwickelt sich sofort die Anlage eines Seitensprosses. (Fig. 109).

Dies ist der normale Fall. Ausserdem finden sich solche Keimlinge, an denen, statt der Primärblätter, Ausläufer entstehen. Es fanden sich Fälle, in denen die beiden Kotyledonen durch Ausläufer ersetzt waren, auch bei Abpräparieren der Samenschale fand sich keine Spur von verkümmerten Kotyledonen vor, wie man zunächst erwarten könnte, da ein Kleinbleiben derselben nicht selten statthat. So dürfen wir hier also annehmen, dass Kotyledonen und Ausläufer Gebilde sind, die sich ersetzen können. Derartige Fälle wurden mehrfach beobachtet. Eine Modification stellt Fig. 111 dar. Hier waren die Kotyledonen durch Sprosse ersetzt, aber der zwischen ihnen stehende Ausläufer nicht entwickelt. Wie Fig. 112 zeigt, war er aber in rudimentärem Zustand vorhanden; allerdings könnte der mit A bezeichnete Spross auch ein Seitenspross eines der beiden, an Stelle der Kotyledonen stehenden Ausläufer sein, allein der Vergleich mit den andern Fällen spricht doch entschieden für die oben gegebene Bezeichnung.

Die ersten Blätter der Ausläufer sind entweder einfach oder gegabelt, im letzteren Falle ist einer der Gabelzweige häufig als Blase ausgebildet, was gelegentlich auch bei älteren Pflanzen vorkommt. (Fig. 115). Ebenso finden sich Blätter, die zunächst sich gabeln, worauf der eine Blattstrahl sich weiter in zwei teilt, von denen einer zur Blase entwickelt ist. So ist es ohne Zweifel auch bei den Keimpflanzen von *Utr. vulgaris*, deren Blattbildung ich anders auffasse als Kamienski, welcher sagt: (a. a. O. Seite 770) „so bekommen wir eine junge Blatt-



anlage, die aus drei Protuberanzen besteht, einer mittleren der Blattspitze, die sich zu einer Blase umbildet und zwei seitlichen." Meiner Ansicht nach ist es nicht die Blattspitze, welche sich zur Blase umbildet, sondern ein durch Gabelung entstandener Blattstrahl.

Vergleichen wir die Keimung von *Utr. exoleta* mit der anderer Land- und Wasserformen, zunächst mit letzteren. Die Keimung ist hier nur für *Utr. vulgaris* durch Warming's und Kamienski's oben angeführte Untersuchungen bekannt, ausserdem konnte ich die Keimung der Samen von *Utr. oligosperma* beobachten, welche ich der Freundlichkeit des Herrn Thiselton Dyer in Kew verdanke. Bei beiden Arten ist — im Gegensatz gegen die oben beschriebenen Landformen — die primäre Keimachse sehr verkürzt und stellt ihr Wachstum frühe ein, während sie bei den Landformen (wenigstens in einer Anzahl oben angeführter Fälle) sich zu einem Blütenstande verlängert. Ferner ist die Zahl der „Ausläufer“, welche seitlich an der Keimachse stehen, eine verringerte. Bei *Utr. oligosperma* ist es ein einziger, und zwar tritt derselbe hier *nach* einer grösseren Anzahl von Primärblättern auf. Bei *Utr. vulgaris* findet sich am Keimspross ausserdem noch ein weiterer, abweichend gestalteter Ausläufer, einer der oben für *Utr. flexuosa* geschilderten eigentümlichen „rankenähnlichen“ Sprosse. Ausserdem sind bei *Utr. vulgaris* eines oder zwei der Primärblätter zu Blasen umgebildet.

Vergleichen wir damit *Utr. exoleta*, so erscheint sie insofern reducirt, als die Zahl der Primärblätter auf zwei verringert ist, die zwei ersten, welche wir auch bei *Utr. vulgaris* als Kotyledonen bezeichnen können. Dass der Kotyledon sich erst bei der Keimung entwickeln kann, sehen wir ja auch bei manchen Orchideen, zudem wurde oben für *Utr. orbiculata* das Vorhandensein der Kotyledonen am Embryo des ruhenden Samens nachgewiesen.

Auch bei *Utr. vulgaris* beobachtete Warming, dass zuweilen an den sonst einfachen Primärblättern Seitenblättchen auftreten. Dies ist zweifelsohne als eine Annäherung an die oben geschil-

derte Thatsache zu betrachten, dass eine Primärblattanlage zu einem Ausläufer werden kann, nur dass sie in den bei *Utr. vulgaris* beobachteten Fällen ihr Wachstum frühe einstellt. Erinnert sei ausserdem daran, dass bei *Utr. montana* sowohl als bei *Utr. vulgaris* die „Ausläufer“ der Keimpflanzen in ihren Stellungsverhältnissen mit den Blättern übereinstimmen.

Ferner wurde oben für *Utr. bifida* nachgewiesen, und dasselbe gilt für *Utr. affinis*, deren Keimung ich neuerdings untersuchte, dass der eine Kotyledon sich zu einem blasentragenden cylindrischen Ausläufer entwickelt, somit kann auch das Verhalten von *Utr. exoleta* nicht so sehr befremden, wie es zunächst den Anschein hat, wenn man von dem in sich abgeschlossenen Verhalten der Blätter der übrigen Pflanzen ausgeht.

Was die Wachstumsweise der schwimmenden Ausläufer, die auf die geschilderte Weise am Keimspross entstehen, anbelangt, so sei darüber Folgendes bemerkt: Dieselben besitzen einen ungewein stark eingerollten Vegetationspunkt (Fig. 106). Die Einrollung ist viel stärker, als bei *Utr. vulgaris*, *flexuosa* und andern Wasserformen; es wird dadurch der Vegetationspunkt hier um so mehr geschützt, als die Blätter ihn weniger dicht umhüllen, als bei den genannten Arten. Die aus fadenförmigen Segmenten bestehenden Blätter sind spärlich verzweigt und tragen nur wenige Schläuche. Dass die Pflanze dieselbe nicht zum *schwimmen* notwendig hat, wurde durch Wegschneiden sämtlicher Schläuche eines Exemplars erwiesen, dasselbe schwamm vermöge seiner lufthaltigen Interzellularräume dennoch, wahrscheinlich ist dies auch bei andern Utricularien der Fall. Die Blätter stehen zweizeilig auf den Flanken und verzweigen sich gabelig (s. Fig. 106) wobei einer oder mehrere der Gabelzweige sich zu Blasen ausbilden, welche hier also deutlich als umgewandelte Blattstrahlen erscheinen. Die Blasen müssen hier besonders wichtig sein, da die dünnen fadenförmigen Blätter nur sehr wenig assimiliren können. Die Verzweigung ist eine vollständig axilläre. Die Achselsprosse verzweigen sich aber sofort an ihrer Basis weiter, so dass scheinbar mehrere Sprosse in iener Blattachsel entspringen.

Ausser den gewöhnlichen Sprossen gibt es auch solche bei denen die Blase aus der Umwandlung eines *ganzen* Blattes hervorgegangen ist <sup>1)</sup>. Es sind dies bleiche, etiolirte, offenbar im Schlamm verborgene Sprosse. Als Übergänge zu ihnen können wol solche dienen, bei denen die Blätter zwar noch vorhanden, aber auf kleine Spitzen reducirt sind, während die an ihnen sitzenden Blasen gut entwickelt sind. Es erscheint nicht unwahrscheinlich, dass die Abnahme der Lichtstärke die Blasenbildung, wenn auch nur indirekt begünstigt, namentlich spricht dafür auch, dass an in vollem Licht kultivirten Exemplaren die der Anlage nach stets vorhandenen Blasen häufig verkümmerten, während die Pflanzen sonst gut wuchsen.

Ob nicht andere Faktoren für die Blasenbildung von grösserer Bedeutung sind, wird eine experimentelle Untersuchung lehren müssen, hier sei nur daran erinnert, dass derartige blasentragende, offenbar negativ heliotropische Sprosse auch bei andern Utricularien, z. B. *Utricularia intermedia* vorkommen. Hier lässt sich stets noch nachweisen, dass derartige Sprosse Umbildungen von solchen mit ursprünglich blasentragenden Blättern darstellen, die Blasen stehen hier an rudimentären Blättern.

Die grünen Laubblätter der andern Sprosse tragen gewöhnlich keine Blasen, dass sie indess hier nur verkümmert sind, mag daraus hervorgehen, dass sie gelegentlich auch an diesen Blättern auftreten.

An der Basis der Inflorescenzen entstehen bei *Utr. exoleta* ähnlich, wie das auch für Landformen oben beschrieben wurde, zunächst Ausläufer in radiärer Verteilung, sie stimmen mit den schwimmenden Stämmchen ganz überein. Weiter oben an der Inflorescenz finden sich eigentümliche, offenbar den Rhizoiden der Landformen entsprechende Sprosse <sup>2)</sup>, welche besetzt sind mit zweizeilig gestellten, krallenförmigen Organen, (Fig. 114) diese sind mit Schleimdrüsen dicht bedeckt und stellen augenscheinlich verkümmerte, blasenlose Blätter dar, welche vielleicht

---

1) Einmal wurde eine Blase mit Achselsprossanlage beobachtet.

2) Die hier aber nicht wie bei *Utr. inflexa*, *Utr. vulgaris* u. a. rudimentär bleiben, sondern stattliche Länge erreichen.

dazu dienen, die Inflorescenzen an andere Gegenstände festzuhacken.<sup>1)</sup>

Dass diese »Krallensprosse« von den andern Ausläufern nicht wesentlich verschieden sind, geht daraus hervor, dass sie in solche übergehen können, indem die weiterwachsende Spitze statt der Krallenorgane entweder Blasen (Fig. 113) oder Blätter erzeugt. An der Basis einer Inflorescenz können weitere entstehen, z. B. in der Achsel eines der abwärts strebenden, mit Krallen besetzten Sprosse. Auch diese sekundären Blüten-sprosse bilden zunächst wieder radiär gestellte Ausläufer.

Was die Stellung der primären Inflorescenz selbst anbelangt, so begegnet man hier der oben schon mehrmals berührten Schwierigkeit: steht sie in der Blattachsel direkt, oder ist sie basaler Seitenspross eines achselständigen Ausläufers? Meines Erachtens ist die erste Annahme die natürlichere, die Stellung aber dadurch verdeckt, dass zahlreiche Ausläufer sich an der Inflorescenzanlage schon bilden, so lange dieselbe noch äusserst kurz ist, eine Erscheinung, welche oben auch für *Utr. orbiculata* geschildert wurde.

## RÜCKBLICK.

Versuchen wir es zum Schlusse das oben an einer Anzahl von Arten Geschilderte zusammenzufassen, und daraus allgemeinere Schlüsse zu ziehen, so drängt sich zunächst die als Motto oben vorangestellte Frage auf: lassen sich alle Utricularien bezüglich ihres Gesamtaufbaues auf *Einen* Typus zurückführen? Für die Land-Utricularien ist die Bejahung der Frage zweifellos. Trotz der äusseren Verschiedenheiten bezüglich Grösse, Gestalt und Stellung der Blätter ergibt sich doch, wenn wir die oben mitgetheilten Thatsachen überblicken, eine unverkennbare Gemeinsamkeit des Aufbaus. Bei allen Arten sehen wir, soweit die Keimung untersucht werden konnte, eine radiäre Keimpflanze auftreten, deren Achse mit einem Blütenstand abschliesst.

---

1) Da man vielleicht auch vermuten könnte die Krallen seien zum Thierfang bestimmt, so möchte ich bemerken, dass ich nie Thiere darin gefunden habe.



An dieser Keimachse entstehen Blätter, Blasen (nicht bei allen) und Ausläufer, und diese letzteren bringen in den Achseln der Blätter neue Blütenstände hervor, die in ihrem Verhalten dem radiären Keimspross entsprechen. Alle diese landbewohnenden Arten sind wurzellos.

Sie theilen diese Eigenthümlichkeit mit einer Anzahl anderer Landpflanzen, unter den epiphytischen Hymenophylleen gibt es nicht wenige Formen, welche keine Wurzeln besitzen, wir wissen allerdings von keiner dieser, im Moose der Baumrinden kriechenden Arten, ob die Keimpflanze nicht eine Wurzel besitzt; indess zeigt der Vergleich mit den anderen bewurzelten Hymenophylleen, dass es sich hier wohl um eine Rückbildung handelt. Jedenfalls leben sie wie die Landutrikularien unter äusseren Bedingungen, welche vor starker Transpiration schützen und eine reichliche Wasserversorgung sichern. So leben die epiphytischen Formen der tropischen Utricularien wohl grösstentheils im feuchten Bergwald; diejenigen, welche wie *Utric. montana*, *Endresi* und *orbiculata* mit Wasserspeichern versehen sind, werden aber auch an trockeneren Standorten leben können, in der That fand ich *Utr. orbiculata* auch im Moose von Bäumen an der Strasse, entfernt vom Walde.

Es bedarf noch der Untersuchung in der Heimat dieser Pflanzen in wiefern dieselben eine Ruheperiode durchmachen, bei *Utr. Endresi* scheint eine solche (verbunden mit Absterben der oberirdischen Theile) jedenfalls vorhanden zu sein.

In wiefern stimmen nun mit dem Aufbau der Landformen auch die Wasserformen überein? Die Auskunft darüber gibt die Keimung. Auch hier bildet sich ein radiärer Keimspross, nur dass seine Achse sehr kurz bleibt, verkümmert und gewöhnlich nur *einen* Ausläufer hervorbringt. Dieser aber entspricht zweifelsohne den Ausläufern der Landformen und bringt wie diese Blätter, Blütenstände u. s. w. hervor. Was das Verkümmern der primären Achse des Keimlings betrifft, so ist klar, dass eine im Wasser frei schwimmende Pflanze nicht einen radiären, negativ geotropischen, über den Wasserspiegel sich erhebenden Spross treiben kann, wenn sie nicht Einrichtungen besitzt, um



ihn zu stützen, Einrichtungen wie wir sie ja bei zwei Utriculariaarten (*U. inflata* und *stellaris*) oben geschildert haben, wie sie aber von den Keimpflanzen nirgends bekannt sind, so dass das Verhalten der Keimachse also mit den Lebensverhältnissen in Beziehung steht.

Ehe nun auf die Homologien in der Organbildung eingegangen wird, sei zunächst die äussere Gestaltung derselben hier in kurzer Zusammenfassung besprochen.

## I. BLÄTTER.

### A. Wasser bewohnende Arten.

Abgesehen von den Deckschuppen der Inflorescenzen (zu denen auch die bei manchen Arten vorkommenden sterilen Hochblätter im unteren Theile der Inflorescenzen zu rechnen sind), kommen dreierlei, bezw. viererlei Blattformen vor:

1. Die fein zertheilten Blätter der gewöhnlichen, fluthenden Wassersprosse. Dieselben zeigen, entweder nur im ersten Beginn oder auch später gabelige Verzweigung und stehen stets und bei allen Arten in zwei Reihen auf den Flanken der Sprosse. Sie tragen normal Blasen, bei einigen Arten ist eine Arbeitheilung eingetreten derart, dass die Blätter der gewöhnlichen fluthenden Sprosse normal blasenlos sind, während die blasentragenden Blätter anderer Sprosse sehr reducirt oder ganz durch eine Blase ersetzt sind (vgl. auch *Utr. stellaris* pag. 91).

2. Die krallenförmigen, blasenlosen dicht mit Drüsen besetzten Blätter der obern aus der Inflorescenzbasis entspringenden Sprosse.

3) Die ganzrandigen, mit Spaltöffnungen versehenen an den „rankenartigen Sprossen“ stehenden.

4. Als Mittelformen zwischen Blättern und Ausläufern können die Schwimmorgane der Inflorescenzen von *Utric. inflata* und *Utr. stellaris* betrachtet werden, welche vermöge ihrer grossen Luftkammern die Inflorescenz aufrecht erhalten.

### B. Land bewohnende Arten.

Bezüglich der Stellung der Blätter ist zu bemerken, dass

dieselben meist an der Oberseite der kriechenden Sprosse inserirt sind, und dass sie dem Vegetationspunkt ihre *Unterseite* zukehren (bei manchen Arten tritt dies weniger hervor, weil die Blattfläche schief zur Längsachse des Ausläufers steht) und auch der Achselspross auf der dem Vegetationspunkt des Ausläufers abgewendeten Seite steht, während an den radiären Inflorescenz- und Keimsprossen die normale Blattorientirung statthat.

1. Blätter ohne Anhangsgebilde. Hierher gehören *Utr. longifolia*, *bryophila*, *reniformis*, *orbiculata* u. a. mit mehr oder minder scharfer Abgrenzung von Blatttheil und Blattspreite.

Im Allgemeinen handelt es sich dabei um Blätter, welche sich über das Substrat erheben, und an denen Blasen demzufolge auch nutzlos wären.

2. Blätter mit Anhangsgebilden. Letztere sind gewöhnlich Blasen, die auf der Blattunterseite stehen, wo sich bei *Utr. coerulea* auch Ausläufer finden, auch kann hier ein Blatt aus einem andern entspringen, indem statt eines Ausläufers ein Blatt sich bildet. Unregelmässigkeiten in der Blattbildung sind nicht selten, namentlich kommt eine Gabeltheilung an der Spitze bei verschiedenen Arten gelegentlich vor. Sprossbildung auf den Blättern tritt häufig auf, theils gelegentlich, theils regelmässig. Auch können bei einigen Arten Blätter direkt als Ausläufer weiter wachsen.

## II. AUSLÄUFER.

Von diesen können folgende Formen unterschieden werden, welche aber theilweise in einander übergehen können.

1. Beblätterte Ausläufer.

*a.* Bei Wasserformen schwimmende, zweizeilig beblätterte Sprosse mit axillärer resp. supraaxillärer Verzweigung, (auf der Oberseite bei manchen die „rankenähnlichen“ Sprosse).

*b.* Bei Landformen ist die Stellung der seitlichen Organe weniger regelmässig, es kommt sowohl (obwohl seltener) radiäre als dorsiventrale Vertheilung derselben vor. Im Allgemeinen

aber bevorzugen die Blätter Dorsalstellung, während die Ausläufer höherer Ordnung seitlich oder auf der Unterseite stehen (bezüglich der Einzelheiten ist auf den Text zu verweisen).

2. Blasentragende Ausläufer. Diese dienen hauptsächlich als Ernährungsorgane, sie sind offenbar negativ heliotropisch (vielleicht auch positiv geotropisch) und dringen in das Substrat ein. Sie können zu beblätterten Ausläufern werden.

3. Rhizoïden. Tragen weder Blätter nach Blasen sondern nur kurze Seitenästchen, deren Oberfläche dicht mit Schleimdrüsen besetzt ist. Sie entspringen aus der Basis der Inflorescenzen, und dienen einerseits wohl zur Verankerung derselben im Boden, andererseits, wie sich aus der stärkeren Entwicklung ihres Gefäßbündels schliessen lässt, wohl auch der Wasseraufnahme, ob sie auch sonst zur Nahrungsaufnahme dienen, muss dahingestellt bleiben. Übrigens finden sie sich nicht bei allen Landformen. Die Wasserformen haben statt ihrer die „Krallensprosse“, die aber bei den meisten Arten nur in verkümmertem Zustand vorhanden sind.

### III. BLASEN.

1. Was die morphologische Bedeutung der Blasen anbelangt, so ist zunächst daran zu erinnern, dass Blasen vorkommen an dem radiären Keimspross (bei manchen, aber nicht allen Arten) an Ausläufern (von denen nicht wenige speciell als blasentragende Organe auftreten) und den Blättern mancher Arten.

Es lassen sich die Blasen als umgebildete Blattorgane betrachten, stimmen also in dieser Beziehung mit den schlauchförmigen Blättern anderer Pflanzen überein. Diese Auffassung wird gestützt durch die Analogie mit der nahe verwandten Gattung *Genlisea* und eine ganze Reihe der oben mitgetheilten That-sachen. Es sei nur erinnert daran, dass bei *Utr. montana* bei der Keimung der eine Kotyledon als Blatt, der andere als Blase auftritt, daran ferner, dass bei *Utr. exoleta* u. a. die Blase ohne Weiteres als umgebildeter Blattstrahl oder Vertreter eines ganzen Blattes sich darstellt, und sogar einen Achselspross produciren kann, wie eine sonstige Blattanlage.

Demgemäss kann Pringsheim's Auffassung (s. a. a. O. pag. 104) die Blase entstehe aus einem Sprossvegetationspunkt, der zwei Blattanlagen und einen sekundären Vegetationskegel hervorbringe, nicht als stichhaltig betrachtet werden; die Blase ist ein viel einfacheres Gebilde, als es nach dieser Deutung der Fall wäre; ich möchte in dieser Beziehung auf meine früher gegebene Darstellung verweisen<sup>1)</sup>, wo auch die Entwicklungsgeschichte angegeben ist, auch bei andern untersuchten Utricularien verläuft die Entwicklung (von der unten zu erwähnenden Eigenthümlichkeit abgesehen) ganz ähnlich wie bei *Utr. vulgaris*.

Der Bau der Blasen der Utricularien war sehr häufig Gegenstand der Untersuchung<sup>2)</sup>; den Klappenverschluss derselben hat nach Benjamin (botan. Zeitung 1848, pag. 21) zuerst Treviranus wahrgenommen. Auf den ersteren Autor ist auch bezüglich der älteren Litteratur zu verweisen, erwähnt sei, dass derselbe die Art und Weise, wie die Klappe sich öffnet, im Wesentlichen richtig beschrieben hat (a. a. O. pag. 49) neuerdings hat M. Büsgen<sup>3)</sup> denselben Gegenstand eingehender untersucht.

Indem ich auf diese Darstellungen verweise, möchte ich hier nur drei Blasenformen etwas näher schildern, was um so weniger überflüssig sein wird, als einerseits einige eigenthümliche Bauverhältnisse dabei in Betracht kommen, andererseits der Bau der Blasen auch bei der Species-Charakteristik mehr Berücksichtigung verdient, als er bis jetzt gefunden hat.

1. Der Bau der Blasen der wasserbewohnenden Arten scheint überall dem Typus derjenigen von *Utr. vulgaris*<sup>4)</sup> zu folgen. Als Beispiel sei *Utr. flexuosa* hier kurz geschildert.

1) Vergl. Entwicklungsgesch. pag. 237. — Der dort Fig. 50 gegebene Schnitt durch eine fertige Blase ist, wie Hovelacque richtig bemerkt, nicht median geführt.

2) Von neueren Darstellungen seien genannt die von Cohn (s. u.) Darwin (Insektenfr. Pflanzen, deutsche Uebers. pag. 357 ff.). Hovelacque a. a. O.; letztere gibt eine eingehende anatomische Darstellung. (Seine Fig. 560, ist wie schon die Zahl der Zellschichten zeigt, nicht eine »section radiale du sommet de la feuille qui donnera l'ascidie.«)

3) M. Büsgen über die Art und Bedeutung des Thierfangs bei *Utric. vulgaris* Ber. der d. bot. Gesellsch. Bd. VII, pag.

4) Vgl. Cohn, in dessen Beitr. zur Biologie I, pag. 83 ff. Der dort gegebene »mediane Längsschnitt« (Taf. I. Fig. 9) ist nicht median, sondern schief.



Betrachtet man eine junge Blase von der hinteren (dem Eingang abgewendeten) Seite so erhält man die in Fig. 123 dargestellte Ansicht. Man erkennt, dass der Eingang in die Blase trichterförmig ist, so indess, dass die obere, viel dünnere Trichterwand convex gegen die massige untere gebogen ist. Letztere heisse das Widerlager.

Die obere nur aus zwei Zellschichten bestehende Trichterwand ist die „Klappe“, ein Namen, der insofern unzweckmässig ist, als er die Vorstellung einer frei beweglichen Fläche erweckt, welche an den Rändern nicht angeheftet ist, während sie vielmehr von Anfang an an ihren Seitenrändern mit dem nach oben konkaven Widerlager zusammenhängt.

An der fertigen Blase wird der Eingang dargestellt durch einen Trichter, dessen unterer Theil durch das Widerlager, dessen oberer durch die mit ihrem freien Rande dem Widerlager aufliegende „Klappe“ gebildet wird. Eigentümlich sind die verschiedenen Haarbildungen, welche sich auf und in den Blasen finden, vor allem die schleimabsondernden Drüsenhaare.

Dieselben lassen sich alle auf den oben schon mehrfach erwähnten Typus zurückführen: Stielzelle, (zuweilen durch Querwände geteilt oder in das Gewebe versenkt) Scheibenzelle (zuweilen mit stark lichtbrechendem gelblichem Inhalt — bei den im Innern der Blase stehenden Haaren wird sie oft uhrglasförmig gewölbt —) und Endzelle, aus welcher durch Teilung mehrere nebeneinander liegende Zellen hervorgehen können.

Die Blasen von *Utr. flexuosa* haben im groben Umriss eine linsenförmige Gestalt. Der obere Klappenrand ist etwas vorgezogen und trägt zu beiden Seiten die Antennen, welche hier, wie wohl bei den meisten Wasserformen verhältnissmässig geringe Grösse besitzen. Die Oberfläche der ganzen Blase ist in gleicher Weise wie die übrigen Teile der Pflanze mit vereinzelt knopfartigen Drüsenhaaren besetzt. Die Klappe und das Widerlager, deren Form im Allgemeinen derjenigen von *Utr. vulgaris* entspricht, tragen eine ganz eigenartige Behaarung, die entschieden mit der biologischen Funktion der Blasen im engsten Zusammenhang steht. Etwas oberhalb der Mitte des



freien Klappenrandes stehen symmetrisch geordnet vier starke mehrzellige nicht drüsentragende Haare, mit zugespitzter Endzelle je zwei rechts und links übereinander (Fig. 118, 117). Zwischen ihnen in der Mitte entspringt ein kurz gestieltes, mit auffallend grosser, annähernd kugeligter Endzelle versehenes Drüsenhaar. Aehnliche, aber kleinere, kurze, gedrungene Drüsenhaare stehen noch zu mehreren rechts und links von der eben beschriebenen mittleren Haargruppe einigermassen symmetrisch angeordnet; die äussersten Enden der Klappe rechts und links sind unbehaart. Nach dem oberen Rand der Klappe zu gehen die gedrungenen Drüsenhaare in schlankere, ebenfalls dreizellige Gebilde über, deren secernirende Endzelle keulenförmig gestaltet ist <sup>1)</sup>.

An dem Widerlager aussen ganz kurz unterhalb der Mundöffnung, bei jüngeren Blasen am Rand der letzteren, befindet sich eine schmale Falte, welche parallel mit dem äussersten Rande des Widerlagers verläuft (1176). In derselben stehen kleine knopfförmige Drüsenhaare. Oberhalb der Falte, am Rande des Mundeinganges sind schlankere keulenförmige Haare inserirt, welche denen des oberen Klappenrandes gleichen. Die obere Fläche des Widerlagers trägt eine Bekleidung, welche als Pflasterepithel bezeichnet werden soll. Es wird gebildet von sehr kurzen dreizelligen Drüsenhaaren — die Endzelle derselben ist gewöhnlich durch eine Längswand geteilt — deren Zellen senkrecht zur Längsachse der Haare in der Richtung von einem Mundwinkel zum andern in die Länge gezogen sind, und deren obere secernirende Zellen dicht aneinander gedrängt und durch gegenseitigen Druck eckig geworden sind. An der Innenseite des Widerlagers stehen zweiarmlige Haare von ziemlicher Länge. Im übrigen ist die innere Blasenwand mit Ausnahme der Innenseite der Klappe von vierarmigen Haaren überkleidet.

Die Wand der Blasen besteht aus zwei Zellschichten, eine ursprüngliche dritte ist in der ausgewachsenen Blase vollständig verschwunden. Das Widerlager ist ein mehrschichtiger Zellkörper.

---

1) Ohne Zweifel sind auch die entsprechenden Haare von *Utr. vulgaris* schleimsecernirende.

Die beiden Schichten der Klappe haben nicht überall gleiche Dicke, etwas unterhalb des Stirnrandes der Klappe verläuft parallel zu dem Rande eine dünnere Stelle, welche sich äusserlich als flache Rinne bemerkbar macht und vielleicht bei der mechanischen Funktion der Klappe eine Rolle spielt.

Die Zellen der äusseren Zellschicht in der Klappe von *Utr. flexuosa* sind concentrisch um einen organischen Mittelpunkt angeordnet, der etwas unterhalb der vier langen Haare liegt. Im Centrum sind die Zellen klein und ihre Scheidewände faltig verbogen, wie bei den Epidermiszellen vieler Blumenblätter, weiter auswärts verliert sich die Faltung der Wände allmählich. Der untere Rand der Klappe ist mit sehr schmalen, langgestreckten und stark verdickten Zellen eingesäumt. Diese Verstärkung des unteren Saumes wird bei dem Wiederverschluss der geöffneten Klappe eine Rolle spielen. Derselbe erfolgt durch Zurückbiegen der elastischen Klappe in ihre frühere Lage, was durch die Verstärkung des Randes beschleunigt wird. Auch die Zellen in der inneren Schicht der Klappe zeigen Wandverdickung, welche auch hier auf die senkrecht zur Klappenfläche gelegenen Wände beschränkt ist. Die Verdickungsleisten stehen meist in den Zellecken, oder in der Mitte langer Wände.

Das Gefässbündel teilt sich bei seinem Eintritt in die Blase. Der eine Ast desselben verläuft median längs des Rückens der Blase und verschwindet kurz vor dem Stirnrande, der zweite Ast verläuft median in das Widerlager, an der Stelle, wo das letztere mehrzellig wird, gabelt sich das Bündel noch einmal in zwei blind endigende Äste.

Bezüglich der Blasen anderer Wasserformen sei erwähnt, dass die Klappe der *Utr. purpurea* vorn in der Mitte ein warzenförmiges Zellpolster trägt, am welchem eine Anzahl langer Drüsenhaare entspringen. Diese Haare besitzen eine sehr lange fadenförmige Basalzelle, eine ganz kurze Halszelle, und eine kugelförmige Kopfzelle, welche verhältnissmässig gross ist und von der durch ein Sekret abgehobenen Cuticula blasenartig umhüllt wird. Ausser dem eben beschriebenen Büschel trägt die Klappe von *Utr. purpurea* keine Behaarung. Es kann keinen

Zweifel unterliegen, dass die von der vegetativen Teile abweichende Behaarung mit der Funktion der Blasen in Beziehung steht. Dies dürfte aus dem Folgenden noch mehr hervorgehen.

Hier sei nur erwähnt, dass die soeben geschilderten auffallenden Schleimhaare von *Utr. purpurea* (und ebenso die der oben erwähnten Arten) offenbar der Anlockung kleiner Thiere dienen. Für kleine Crustaceen hat Büsgen übrigens nachgewiesen, dass dieselben dem Pflanzenschleim nachgehen (a. a. O. pag. LVIII).

2) Blasen mit langen Antennen und verlängerter oberer Trichterwand.

Als Beispiele hiefür können die Blasen von *Utr. orbiculata*, *coerulea*, *bifida*, *elachista* u. a. angeführt werden. (Fig. 4, 5, 34, 38, 54, 55). Ihnen gemeinsam ist das Vorhandensein zweier langer Antennen am Blaseneingang. Diese Antennen setzen sich aber nicht direkt an die Blasenwand an, sondern an einen, den oberen Teil des Eingangs überdachenden Auswuchs derselben. Ursprünglich geht, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, die Spitze der Blasenanlage direkt in die Klappe über, welche letztere einen Auswuchs der ersteren darstellt; dann aber entwickelt sich hinter der Ansatzstelle der Klappe ein Auswuchs, der sich in die Verlängerung der Blasenwand stellt, (Fig. 120, 121)<sup>1)</sup>, so dass nun die Klappe auf der Unterseite des vorderen Theiles der Blasenwand zu entspringen scheint. Der oben erwähnte Auswuchs bildet dann an seiner Vorderkante rechts und links die Antennen. Diese tragen bei *Utr. orbiculata* (Pl. VIII, Fig. 34) auf ihrer Aussenseite langgestielte Drüsenhaare mit mehrzelligem Stiele. Auf der Innenseite der Antennen finden sich die gewöhnlichen dreizelligen Drüsen, deren Stiellänge nach dem Blaseneingang zu abnimmt. An dem unteren Trichtervorsprung sind die Schleimdrüsen so angeordnet, dass sie nach dem Blaseneingang hin convergiren. Dort trifft ein Thier, welches diesen Schleimhaaren nachgeht, auf diejenigen der Klappe, von denen auch hier die untersten die grössten sind. Stösst es an die Klappe an, so biegt sie sich nach innen und ein kleines Thier

---

1) Ganz ähnlich verläuft die Entwicklung auch bei *Utr. orbiculata* u. a.

verschwindet in dem schleimigen Eingang. Auch von den Seiten her, an den Enden der Antennen, geht je eine Reihe grosser Schleimhaare nach dem Blaseneingang. Das „Widerlager“ trägt auch hier in seinem hinteren Theil das Pflasterepithel, in seinem vorderen (den unteren Trichterrand bildenden) Schleimpapillen. Im Innern der Blase treten an der hinteren Seite des Widerlagers Haare mit keulenförmiger Endzelle und bikonvexer Zwischenzelle, (die Stielzelle ist im Innern der Blasen immer in die Blasenwand versenkt). Weiter nach unten kommen zweiar-mige, im übrigen Teil der Blase die bekannten vierarmigen Haare.

Dass in den Blasen viele Tiere angetroffen werden, auch solche, welche sich nach und nach in die Blase hineingezwängt haben (Fig. 69), wurde oben schon hervorgehoben. Die Antennen mit ihren langgestielten Schleimhaaren wirken hier offenbar als Lockmittel, und die Anordnung der anderen Haare veranlasst die Tiere, gegen den Blaseneingang vorzudringen.

Nur kurz seien die Blasen von *Utr. coerulea* (Pl. VI, 4—8) erwähnt. Auch hier finden sich am Blaseneingang eigentümliche Haarbildungen. Die Oberseite der Blase ist mit den gewöhnlichen, auch an den andern Teilen der Pflanze befindlichen Schleimhaaren bedeckt. (Pl. VI, Fig. 7).

Auf den Antennen und an der dem Blaseneingang zugewendeten Seite des Stieles dagegen ist die (schleimabsondernde) Endzelle der Haare stark verlängert. Noch auffallender ist dies bei *Utr. elachista* (Pl. VIII, Fig. 38), wo nicht nur die Endzelle stark verlängert ist, sondern auch die Stielzelle.

Müssen wir aus der Stellung dieser Haare gerade am Blaseneingang vermuten, dass es sich um eine Lockeinrichtung für kleinere Tiere handle, so wird diese Vermutung noch bestärkt durch Untersuchung der Blasen

3. von *Utricularia rosea* und *Utr. Warburgi*. Beide sind ausgezeichnet durch einen weiten trichterförmigen Eingang der Blase <sup>1)</sup>

---

1) In demselben pflegt regelmässig Schmutz, Sandkörner etc. angehäuft zu sein, wie dies auch in Fig. 65 Pl. IX angedeutet ist.



(vergl. den optischen Durchschnitt einer solchen in Fig. 27 Pl. VII) und vor allem dadurch, dass von dem oberen Rand der Blase ein Lappen entspringt, welcher bei *Utr. Warburgi* an Länge die eigentliche Blase weit übertrifft, bei *Utr. rosea* (Fig. 65 Pl. IX) an Grösse sehr variirt. Zunächst könnte man diesen Lappen für den schief liegenden, ungeheuer entwickelten oberen Trichterrand halten. Allein eine Oberansicht der Blase wie sie für *Utr. rosea* in Fig. 87 (vgl. damit Fig. 119) gegeben ist, zeigt, dass dies nicht der Fall ist. Es handelt sich vielmehr um einen messerklingenähnlichen Vorsprung auf der Unterseite des oberen Trichterrandes, und zwar geht dieser Vorsprung an Höhe abnehmend bis zu der Klappe, vor der er aufhört. Es wird dies eigentümliche Organ sehr früh schon angelegt, indem der oberhalb der Klappeninsertionsstelle sich bildende Auswuchs (Fig. 120, 121, 122) sich keilförmig entwickelt. Es kann kaum zweifelhaft sein, dass wir es hier mit einem Ersatz für die Antennenbildung zu tun haben. Dies zeigt auch die reiche Drüsenhaarbekleidung. Betrachten wir die Blase von oben (Fig. 87 Pl. XII), so zeigt sich auf der Oberseite des Rückens des Rüssels, wie dies Gebilde der Kürze halber heissen mag, eine rinnenförmige Vertiefung, welche sich bis zur Unterseite fortsetzt. Rechts und links stehen Drüsenhaare mit (bei Alkoholmaterial) gelblich gefärbter Endzelle. Auch der untere Rand des Rüssels, (welch letzterer also bei der Seitenansicht der Blase in Flächenansicht gesehen wird) ist reich mit Drüsenhaaren besetzt (Fig. 119), vorne sind es vier Reihen derselben, weiter nach hinten werden es weniger. Der Rand und der untere Teil des Trichters haben gleichfalls Drüsenhaare. Im Innern des Trichters sind dieselben in nach innen convergirenden Reihen angeordnet, und gehen dann allmählich in das Pflasterepithel des Widerlagers über. Die Zellen an denen die Drüsenhaare als Ausstülpung entstehen <sup>1)</sup>, werden nemlich nach innen immer kleiner, das Drüsenhaar beansprucht einen verhältnissmässig immer grösseren

---

1) Die Tragzelle grenzt sich hier vom Stiele des Drüsenhaares nicht durch eine Wand ab.



Teil der Zelle, sein Stiel verkürzt sich immer mehr und schliesslich nimmt das Drüsenhaar die ganze Zelle in Anspruch und die einzelnen Drüsenhaare schliessen zum Pflasterepithel zusammen.

Erwähnt sei noch, dass das rudimentäre Gefässbündel der Blase hier nur über den Rücken derselben, bis in die Nähe des oberen Klappenrandes verläuft, nach dem Widerlager hin wird kein Ast abgegeben.

Es würde hier kaum von Interesse sein, auf weitere Einzelheiten des Blasenbaues einzugehen. Das oben Mitgeteilte sollte nur zeigen, dass die Ausbildung dieser kleinen Organe eine höhere ist, als bisher bekannt war. Sind wir auch über die Funktionen der einzelnen Haarformen noch nicht genügend unterrichtet, so geht doch aus den bisherigen Untersuchungen hervor, dass einerseits diese Haarbildungen sich zurückführen lassen auf einen gemeinschaftlichen „Typus“, andererseits die an den Blasen stehenden Haare verschiedene Funktionen haben: die der Anlockung, Erleichterung des Hineingleitens in die Blasen und die im Innern stehenden Haare mit beträchtlicher Oberflächenentwicklung die der Aufnahme der zersetzten Substanzen. Es sei hier noch daran erinnert, dass ausser Tieren vielfach Algen, namentlich Desmidiaceen, organischer Detritus und anorganische Substanzen in den Blasen angetroffen werden, Körper die sich in dem Blaseneingang leicht anhäufen, namentlich wenn derselbe stark trichterförmig ist, und dann z. B. durch eindringende Thiere leicht mit in die Blasen hineingelangen können. Bei Desmidiaceen, die oft in grosser Zahl angetroffen werden, wäre ja auch ein aktives Hineinwandern denkbar. Wie die grossen Mengen von schwärzlichem organischem Detritus, welche sich in vielen Blasen finden in dieselben hineingelangen (manche sind ganz damit vollgestopft) muss dahingestellt bleiben, es kann darüber nur die Untersuchung lebender Pflanzen Auskunft geben. Kaum zu bezweifeln aber ist, dass die Zersetzungsprodukte dieses Detritus von den Blasen aufgenommen und von der Pflanze verwendet werden.

---

In der historischen Einleitung wurde gezeigt, dass man bei den Vegetationsorganen von *Utricularia* darüber im Unklaren war, was Spross, Blatt oder Wurzel zu nennen sei. Dass Wurzeln überhaupt nicht gebildet werden, wurde wiederholt hervorgehoben, wie verhält es sich aber mit dem gegenseitigen Verhältniss von Ausläufern (welche oben zunächst als Sprosse bezeichnet wurden), Blättern und Blasen?

Zunächst geht aus dem Mitgetheilten mit, man möchte fast sagen überwältigender, Deutlichkeit hervor, dass Blätter und Ausläufer homologe Organe sind. Wir finden nicht nur bei der Keimung beide Organe in übereinstimmender Stellung, und ohne Regel das eine an Stelle des andern auftreten, (was namentlich auch an der Basis der Inflorescenzen mancher Arten der Fall ist), sondern es wurde auch gezeigt, dass Blätter als Ausläufer weiter wachsen können und umgekehrt.

Diese Homologie kann nun in verschiedener Weise aufgefasst werden, und zwar sind wie mir scheint, drei Möglichkeiten der Deutung vorhanden, von denen die beiden ersten auf den sonst bei Phanerogamen geltenden Regeln der Organbildung fussen; wir beschränken uns dabei zunächst auf die Landformen, um die Wasserformen dann zum Schlusse mit denselben zu vergleichen.

1. Die Ausläufer sind Sprosse und demgemäss die Blätter Flachsprosse, Phyllocladien, wie sie ja auch sonst vorkommen.

2. Die Ausläufer sind umgebildete Blätter, die Laubblätter also echte Blattorgane.

3. Das soeben aufgestellte Dilemma setzt voraus, dass Blatt und Spross scharf getrennte Organe seien, so dass also die Umwandlung des einen in das andere nicht denkbar ist.

In der That kennen wir bei höheren Pflanzen bisher wohl die Umwandlung einer Wurzelspitze in eine Sprossspitze, nicht aber die eines Blattes in einen Spross und umgekehrt, so blattähnlich auch manche Sprosse (Z. B. *Ruscus*) werden können.

Die Thatsache, dass eine solche Umwandlung bisher nicht beobachtet wurde, ist aber kein Grund sie in Abrede zu stel-

len. Bei niedern Pflanzen finden wir thatsächlich ein derartiges Verhältniss. Noll <sup>1)</sup> hat experimentell an Siphoneen gezeigt, dass es z. B. bei *Bryopsis* möglich ist, die Organe, welche als Blätter funktionirten als Wurzeln weiter wachsen zu lassen, auch die Stammspitze kann veranlasst werden, als Wurzelschlauch weiter zu wachsen. Wie es hier äussere Verhältnisse sind, welche die Umwandlung bewirken, so kommen zweifelsohne solche auch bei *Utricularia* in Betracht (worüber später berichtet werden soll). Nun ist ja die Organbildung bei einer Siphonee eine wesentlich einfachere, als bei *Utricularia*, aber trotzdem ist nicht einzusehen, warum hier nicht analoge Verhältnisse sich finden sollten.

Prüfen wir nun die Gründe, welche für diese verschiedenen Auffassungen sprechen näher, um womöglich zu einer Entscheidung zu gelangen.

1. Für die erste Möglichkeit wird stimmen, wer die Ausläufer an und für sich, d. h. ohne Rücksicht auf ihre Homologieen betrachtet. Warum sollten wir ein unbegrenzt wachsendes Organ mit cylindrischer Achse, an dem Blätter, Blasen und Ausläufer höherer Ordnung sitzen, dessen Blätter ferner Achselsprosse tragen nicht als Spross bezeichnen? Allerdings kommen ja einige Abweichungen vom normalen Verhalten vor. Die Blätter stehen an den Ausläufern, wie wir oben gesehen haben, verkehrt, und dementsprechend auch ihre Achselsprosse, aber ersteres Verhältniss wenigstens ist kein beispielloses (wenigstens was die Stellung der Blattflächen anbelangt); so ist auch bei *Allium ursinum* die (anatomische) Blattunterseite ursprünglich nach oben gekehrt, bekanntlich tritt hier aber eine Dréhung ein, welche die normale Lage der Blattflächen wieder herstellt, sonderbar ist allerdings, dass an den radiären Inflorescenz- und Keimsprossen von *Utricularia* die Stellung die normale ist.

Was die Blätter anbelangt, so würde deren Auffassung als Phyllocladien verständlich machen, dass in manchen Fällen

---

1) Noll, über den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen, Arb. des botanischen Instituts in Würzburg, herausgeg. von Sachs III Bd. pag. 459.

(*Utr. coerulea*, *Utr. bryophila*) aus ihnen Ausläufer entspringen.

Die Ansicht, dass die Blätter der Utricularien Phyllocladien seien, ist auf Grund eines ganz unzureichenden Beobachtungsmateriales von Ridley <sup>1)</sup> ausgesprochen worden. Die Unhaltbarkeit derselben soll im Folgenden nachgewiesen werden.

2. Die Ansicht, die Blätter der Utricularien seien Phyllocladien wird schon durch die Keimung widerlegt. Wir sehen bei derselben bei *Utric. montana* ein Laubblatt und eine Blase, bei *Utr. bifida* und *U. affinis* ein Laubblatt und einen Ausläufer auftreten.

Wären diese Gebilde Sprosse, so hätten wir den sonst beispiellos dastehenden Fall, dass sofort bei der Keimung am Embryo zwei Sprosse, ohne irgend welche Blattbildung entstehen.

Ferner stehen die angeblichen Phyllocladien sowohl als die Ausläufer selbst an den radiären Keim- und Inflorescenzsprossen stets deckblattlos, und auch von einer Verkümmernng des Deckblattes ist keine Spur zu finden, während in der Inflorescenz die Deckblätter stets vorhanden sind. Das wäre gerade eine Umkehrung des gewöhnlichen Verhaltens, welches uns zeigt, dass in den Inflorescenzen nicht selten ein Schwinden der Deckblätter eintritt, (Z. B. Gräser, Cruciferen) was in der vegetativen Region nirgends bekannt ist (von dorsiventralen Sprossen sehen wir hier ganz ab).

Es gibt aber noch einen andern Beweis gegen die Annahme 1). Es wurde oben nachgewiesen, dass Ausläufer an Stelle der Vorblätter an Blüten, ja — obwohl ich auf diesen Fall weniger Gewicht legen möchte — an Stelle von Deckblättern auftreten können. Diese Thatsachen zeigen uns, dass wenn wir uns in dem von den beiden Annahmen 1) und 2) gebildeten Dilemma halten wollen, die zweite die richtige ist, d. h. die Ausläufer (mit ihren verschiedenen, oben angeführten Ausbildungsformen) sind als umgebildete Blätter zu betrachten, Sprossnatur haben nur die radiären Keim- und Inflorescenz-Sprosse.

1) Ridley, on the foliar organs of a new species of *Utricularia* from St. Thomas, West Afrika. *Annals of botany* Vol. II, pag. 305.



Bleiben wir hier zunächst stehen, um noch kurz auf die Wasserformen einzugehen. Auch bei ihnen ist das, was wir oben als schwimmenden Spross bezeichnet haben, einem Blatte homolog, und wir werden uns jetzt weniger darüber wundern, dass bei *Utr. exoleta* auch die zwei Primärblätter zu Sprossen auswachsen können. Wenn wir nun ferner versuchen, die Organbildung der Wasserformen mit der der Ausläufer der Landformen im Einzelnen zu vergleichen, so kommen namentlich die Blätter der ersteren nach Form und Stellung in Betracht. Ihre Zertheilung in zahlreiche feine Zipfel kann uns nicht wundernehmen, es ist dies eine bei vielen Wasserpflanzen wiederkehrende biologische Eigenthümlichkeit. Eine andere Frage ist wie dieselben zu Stande gekommen sind. Man kann hier wohl zweierlei Hypothesen aufstellen. Einmal lassen sich die Wasserformen vergleichen mit Landformen von der Gestaltung, wie sie oben für *Utr. reniformis* geschildert wurde. Wie diese Form auf den Flanken blasentragende Ausläufer besitzt, auf der Oberseite Blätter, so die Wasserformen auf der Oberseite „rankenähnliche“ Sprosse <sup>1)</sup> auf den Flanken blasentragende Blätter. Letztere wären dann verzweigten Ausläufern mit begrenztem Wachsthum homolog, haben wir ja doch oben, bei Besprechung der Schwimmorgane von *Utr. inflata* und *stellaris* gesehen, dass es in der That Ausläufer begrenzten Wachsthums gibt.

Die zweite Möglichkeit ist die, die Wasserformen abzuleiten von einem zweizeilig beblätterten Spross einer Landform, dessen Blätter sich dann reich verzweigt hätten. Welche der beiden Möglichkeiten diejenige ist, welche der Wirklichkeit am nächsten kommt, lässt sich derzeit nicht übersehen. Zunächst genüge es auf die Fragen, die sich hier aufdrängen, hingewiesen zu haben. Hervorzuheben ist jedenfalls, dass eine principielle Abweichung uns bei den Wasserformen nicht entgegentritt. Kehren wir zu dem Ausgangspunkte der Erörterung zurück, so ergab sich aus derselben, dass Ausläufer und Blätter homo-

---

1) Dass diese statt der Blätter auftreten ist nicht auffallend, da wir an den unterirdischen Sprossen von *U. reniformis* gleichfalls statt der Blätter dorsale Ausläufer treffen (s. oben).

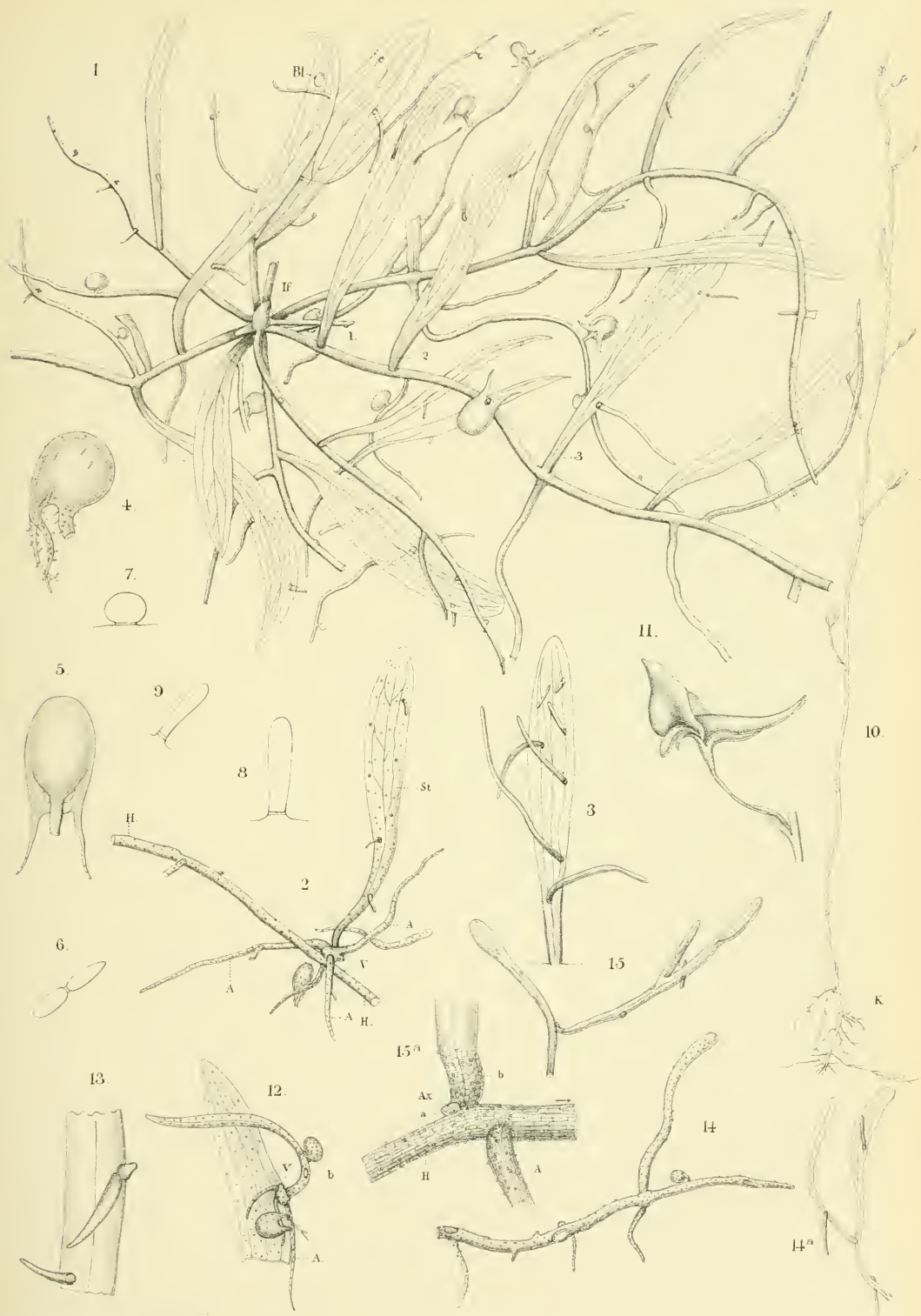


loge Gebilde sind, und dass, wenn man die übliche Unterscheidung von Blatt und Spross beibehalten will, die Ausläufer als ungebildete Blattorgane zu betrachten sind. Nun ist aber nicht zu übersehen, dass diese ungebildeten Blattorgane in vieler Beziehung vollständig Charaktere zeigen, die man sonst als den Sprossen eigenthümlich betrachtet. Sie haben unbegrenztes Wachsthum, sie bringen Blätter hervor, die Achselsprosse tragen; ihre Auszweigungen liegen vielfach nicht — was doch sonst bei Blättern der Fall zu sein pflegt — in *Einer* Ebene, kurz, es kann keinem Zweifel unterliegen, dass hier die Grenze zwischen Blatt und Spross aufhört.

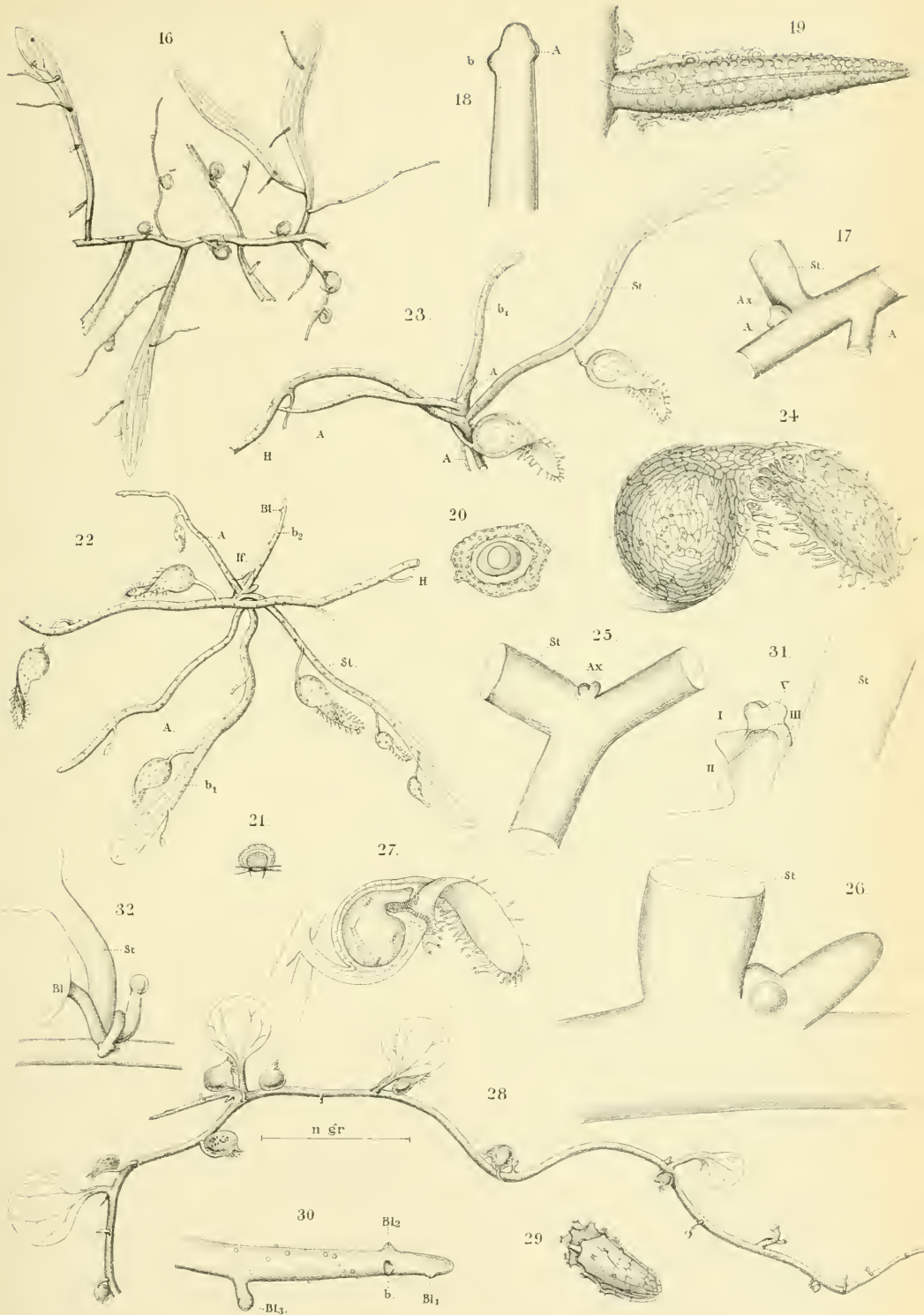
Zwar haben wir auch sonst im Pflanzenreich Blattorgane, die normal und zwar an jugendlichen Theilen Sprosse hervorbringen — wenn wir die letzteren Adventivsprosse nennen, so ändert das an der Thatsache, dass es normal sprosserzeugende Blätter (z. B. bei vielen Farnen, Bryophyllum etc.) gibt, nichts. Aber Blätter die eine so durchgreifende Umänderung erfahren, wie die der Utricularien, eine Umänderung zu wurzelähnlichen, blatttragenden und blüentragenden Organen, kennen wir im Pflanzenreich sonst nicht. Diese Verwischung der Grenzen zwischen Blatt- und Sprossbildung wird ohne Zweifel erleichtert durch eine Eigenthümlichkeit der Blattentwicklung von Utricularia. Die Blätter der Landformen haben, wie oben mehrfach erwähnt, ein lange dauerndes Spitzenwachsthum — im Gegensatz zu den Blättern anderer Samenpflanzen. Dasselbe ist auch der Fall bei Genlisea, und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese Gattung auch in ihrem Gesamtaufbau im Wesentlichen mit Utricularia übereinstimmt. Allein unsere Kenntnisse über Genlisea sind noch zu lückenhaft, um einen Vergleich beider Gattungen durchführen zu können.

Auf die Darstellung der anatomischen Verhältnisse der besprochenen Arten glaube ich hier verzichten zu sollen, da eine Bearbeitung derselben von anderer Seite in Aussicht steht.

---

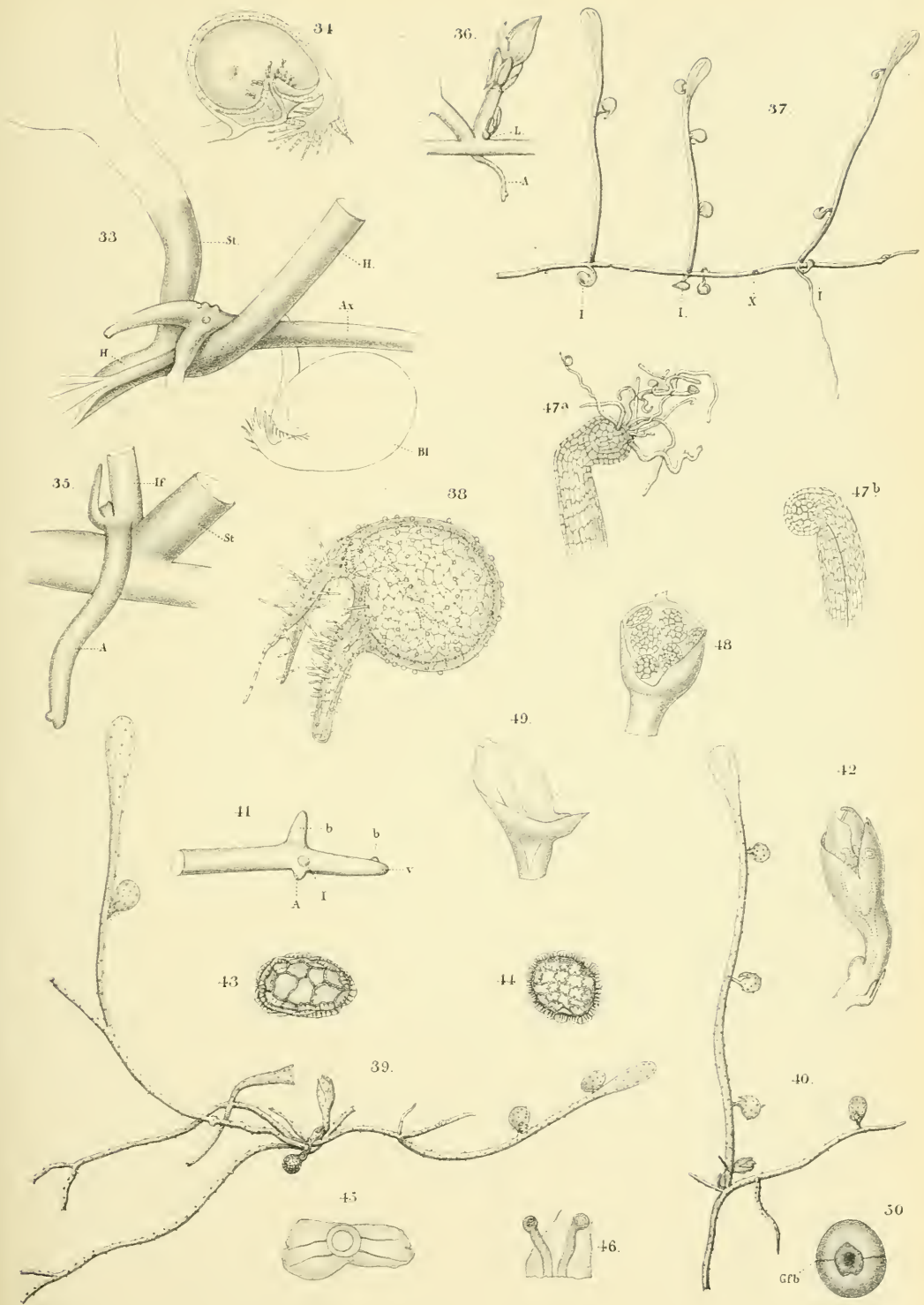




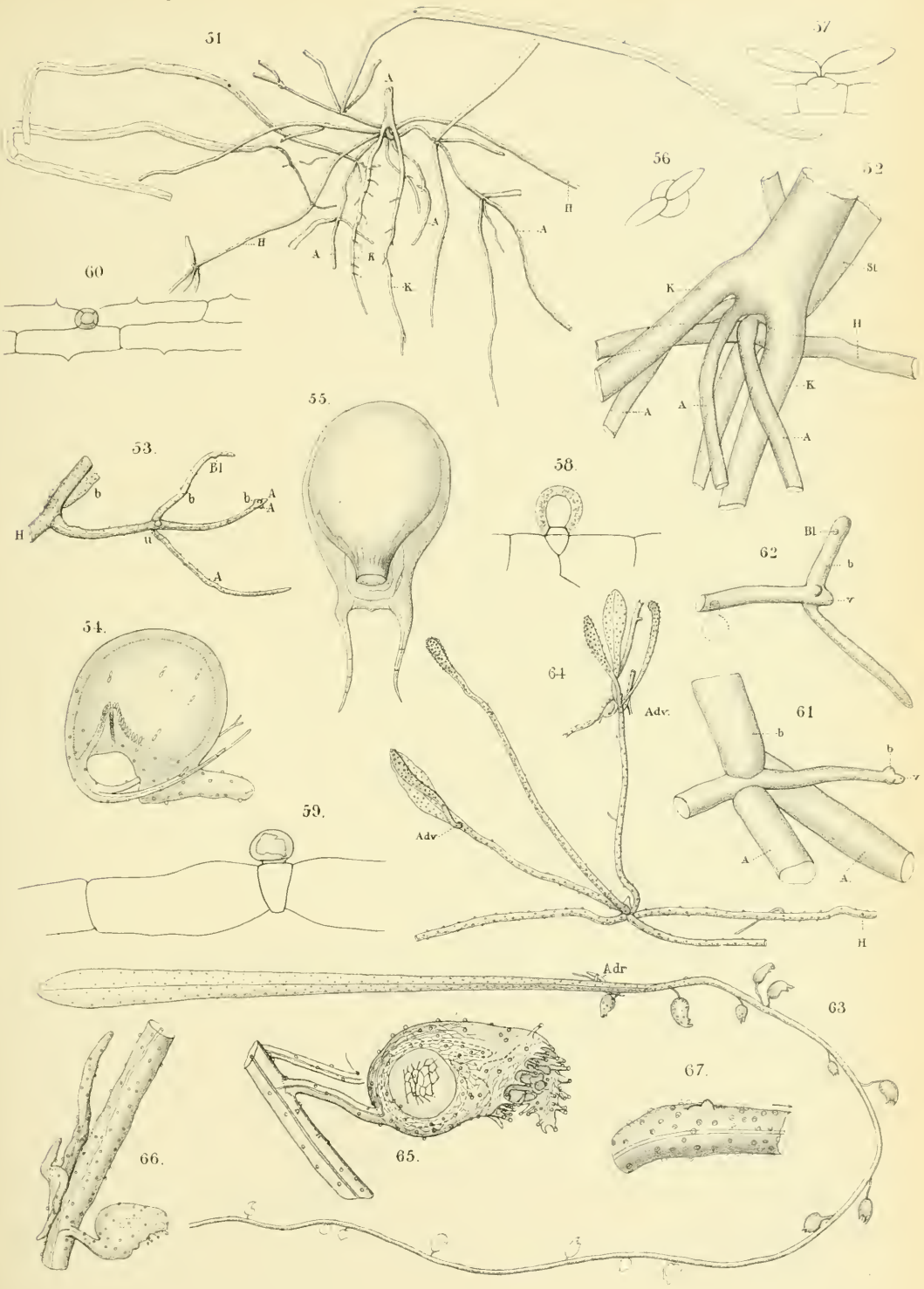




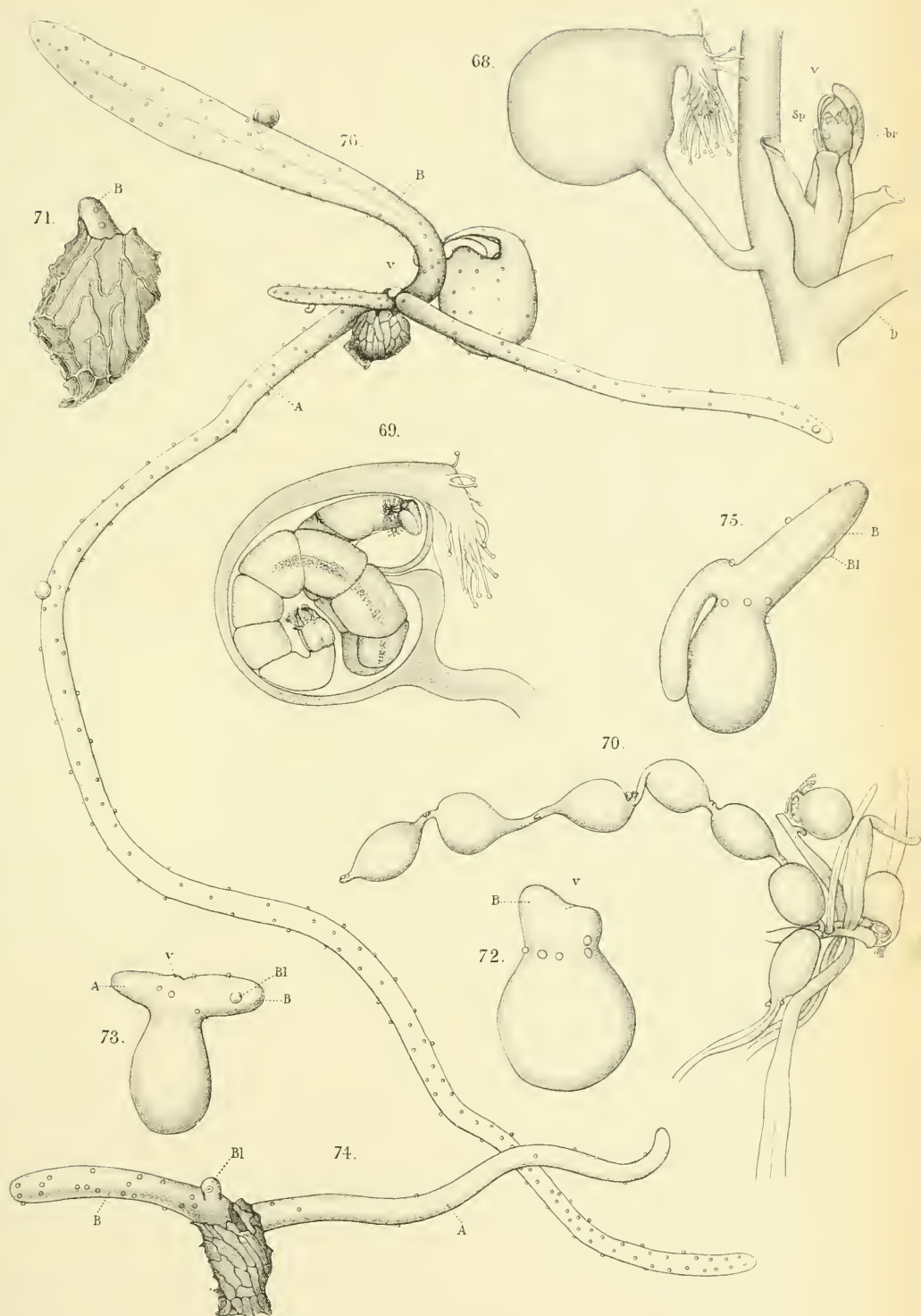






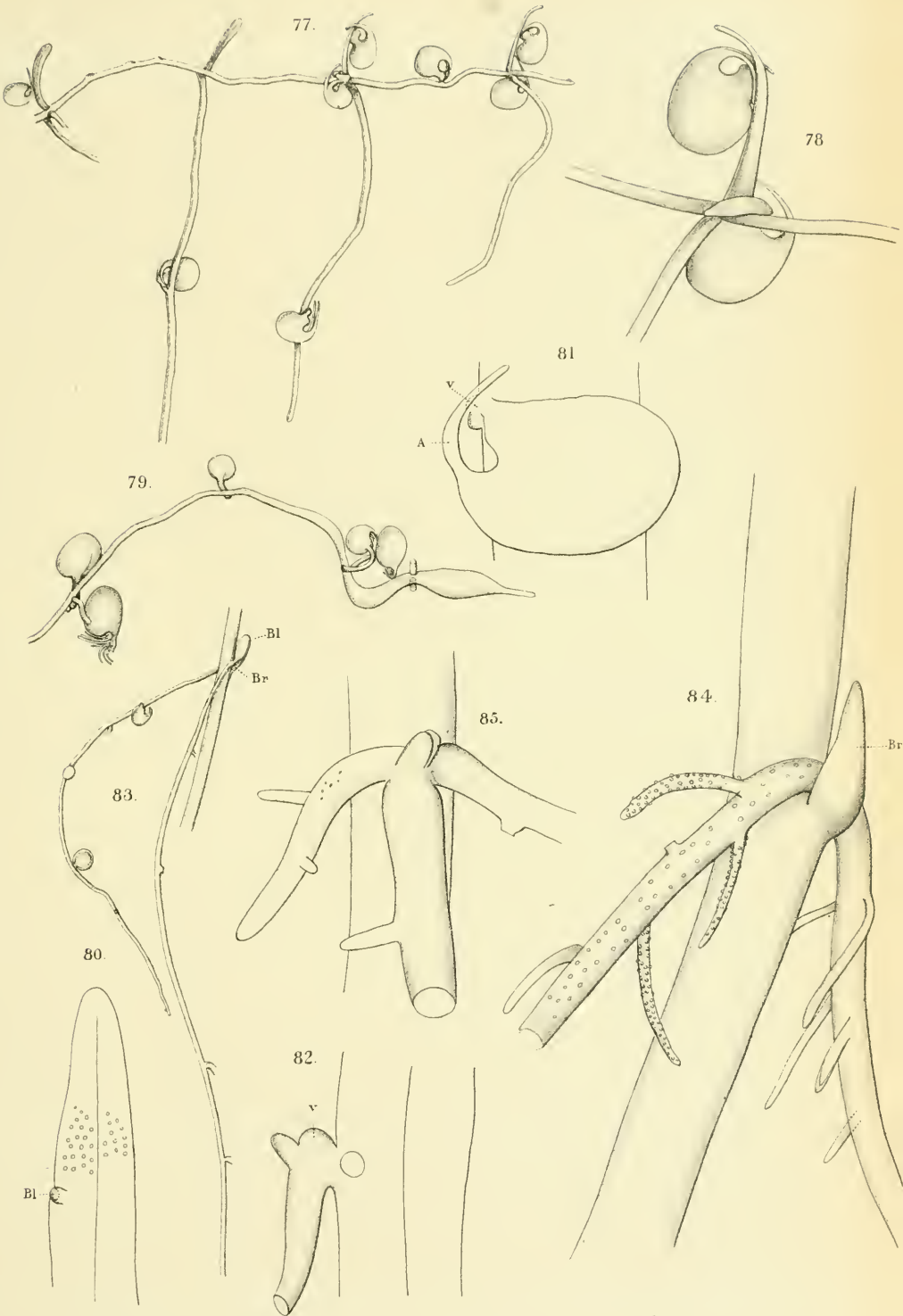




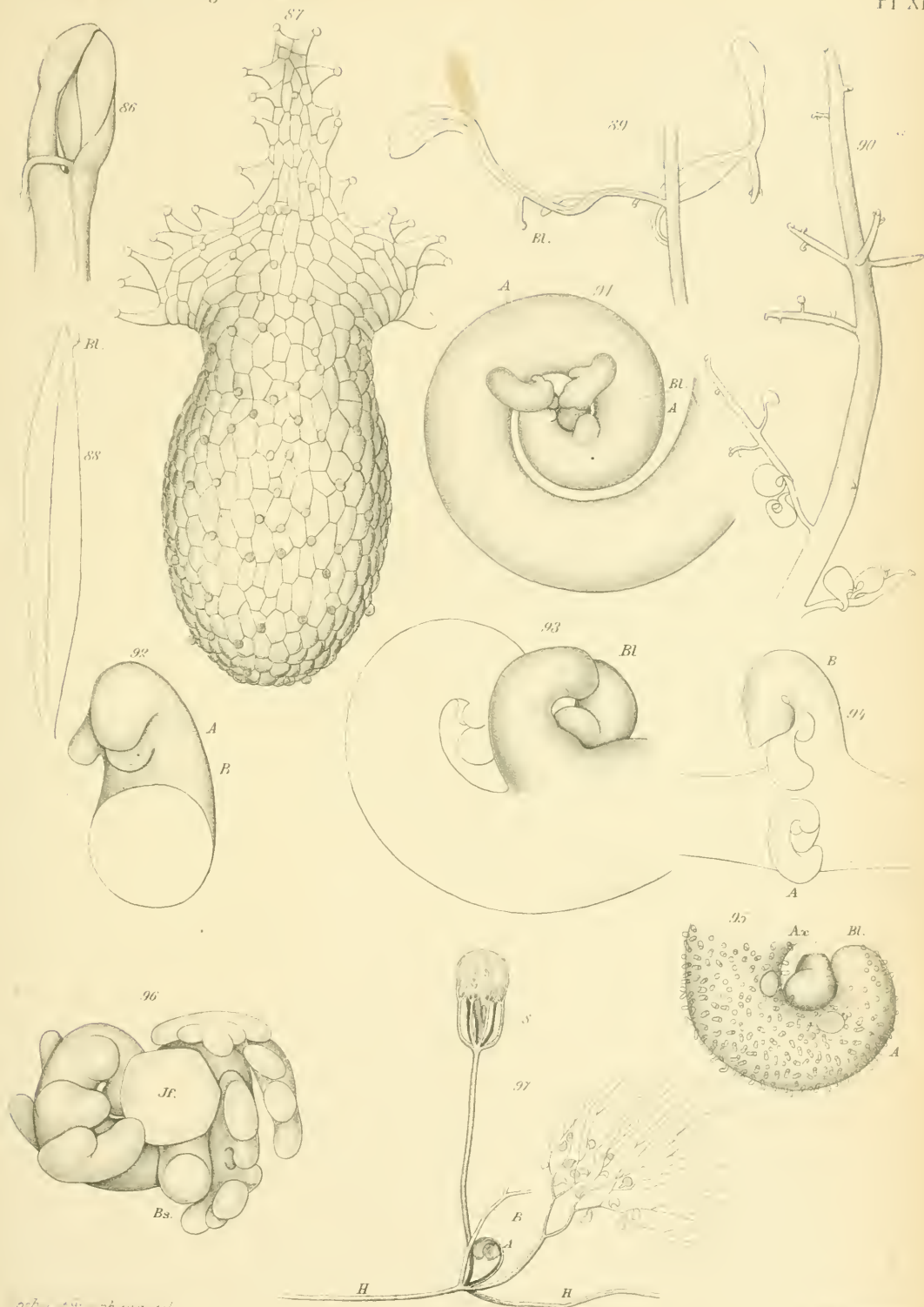






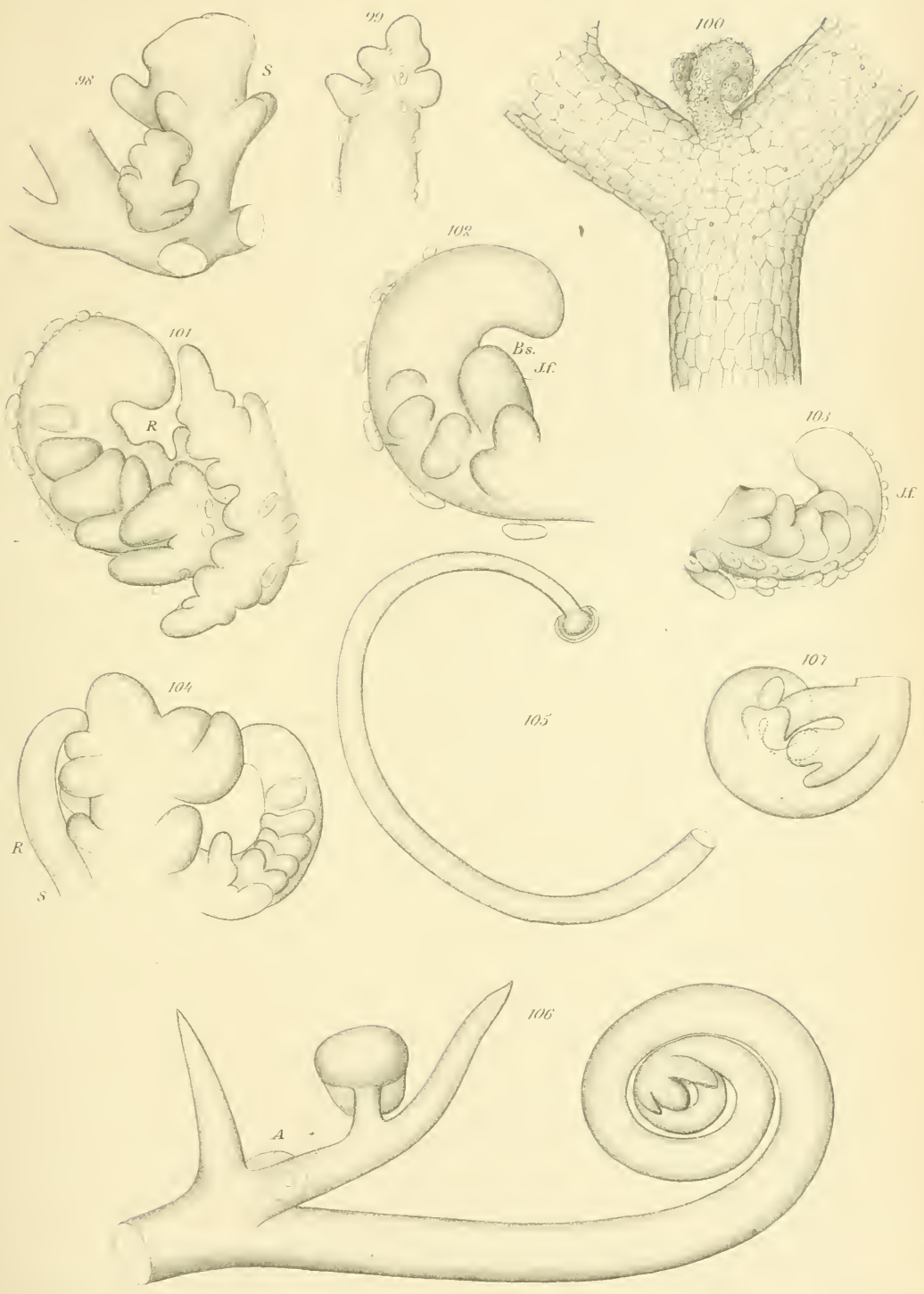




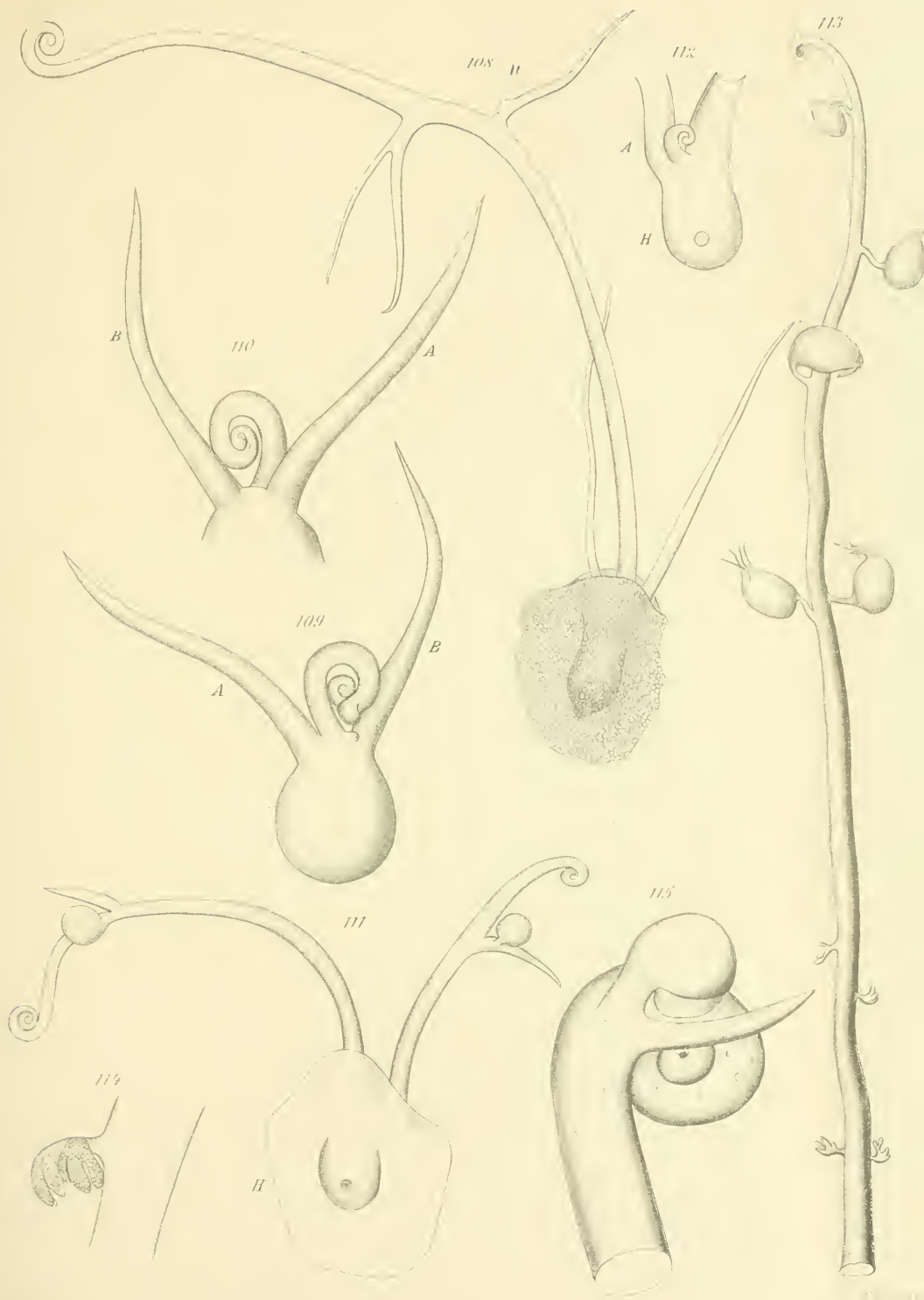




















## FIGURENERKLÄRUNG.

## Pl. VI—XV.

(Sämmtliche Figuren sind, falls nicht anders bemerkt, mehr oder minder stark vergrössert.)

**Fig. 1—18. *Utricularia coerulea*  
(bei *Peradenyia* gesammelt).**

- Fig. 1.** Junge Inflorescenz If (höchst wahrscheinlich axillaren Ursprungs) von deren Basis Ausläufer ausgehen, welche Blätter, Blasen und Ausläufer höherer Ordnung tragen. Auf der Unterseite der Laubblätter Ausläufer, seltener Blasen. (Bl.)
- Fig. 2.** Inflorescenzanlage in der Achsel eines Laubblattes St., H. der Spross (Ausläufer) an welchem das letztere sitzt. Der Vegetationspunkt der Inflorescenzanlage vom Lithographen un deutlich wiedergegeben. An der Inflorescenzanlage entspringen eine Anzahl radiär gestellter Ausläufer (A), V. der jüngste derselben.
- Fig. 3.** Ein Blatt mit sieben Ausläufern von unten, dieselben entstehen in progressiver Reihenfolge.
- Fig. 4.** Blase von der Seite gesehen, an den Antennen und am Stiele derselben grössere schleimabsondernde Haare.
- Fig. 5.** Blase von hinten.
- Fig. 6.** Zweiarbiges Haar des Blaseninnern von oben.
- Fig. 7.** Schleimabsonderndes Haar der Blasaussenseite (hier wie bei Fig. 8 u. 9 die in das Gewebe versenkte Stielzelle nicht mit gezeichnet).
- Fig. 8 u. 9.** Haare von einer Antenne und vom Stiel der Blase.
- Fig. 10.** Habitusbild einer Inflorescenz mit Rhizoiden (K) an der Basis ca  $\frac{3}{4}$  nat. Gr.
- Fig. 11.** Blüte in, durch Drehung des Stieles verkehrter Lage.
- Fig. 12.** Stück eines Blattes, auf wel-

chem ein Adventivspross sich entwickelt hat, an demselben einige Ausläufer (A) und ein Blatt. (B).

- Fig. 13.** Blatt mit zwei Ausläufern. Nahe der Basis des oberen derselben hat sich die Anlage eines Adventivsprosses gebildet.
- Fig. 14.** Spitze eines Ausläufers, oben ein Blatt, ihm gegenüber ein Ausläufer. Die Narbe des vorhergehenden Blattes zeigt, dass dasselbe von dem gezeichneten Blatte einen Abstand von 90° hat. Die Blase steht auf der hinteren Flanke des Ausläufers, auf seiner vorderen nach vorne ein seitlicher Ausläufer.
- Fig. 14a.** Blatt, aus dem links ein zweites Blatt entspringt (ausserdem zwei Ausläufer). Auch das zweite Blatt hat einen Ausläufer hervorgebracht.
- Fig. 15.** Links ein Blatt von der Unterseite gesehen, im oberen Theile derselben zwei Narben von Ausläufern. Rechts seitlich unten an diesem Blatte entspringt ein zweites, an dessen Basis ein Vegetationspunkt (Sprossanlage?) sich befindet. Das Blatt hat sich in seiner oberen Hälfte verzweigt, und trägt auf seiner unteren Seite die Narben einiger Ausläufer.
- Fig. 15a.** Stück eines Ausläufers H, an demselben ein Blatt (6) dessen unterer Theil allein gezeichnet ist, in der Achsel desselben die Anlage eines Achselsprosses Ax., a die Anlage des ersten Ausläufers derselben.
- Fig. 16.** Sprosstück mit Blättern und Ausläufern, rechts ein Blatt, an welchem seitlich links ein zweites Blatt entspringt.

**Fig. 17.** Achselsprossanlage wie in Fig. 15a, nur etwas weiter entwickelt.

**Fig. 18.** Spitze eines Ausläufers. A Anlage eines Blattes, A diejenige des blattgegenständigen Ausläufer.

### Fig. 19—21. *Utr. affinis*.

**Fig. 19.** Ast eines »Rhizoids« mit Schleimdrüsen dicht bedeckt.

**Fig. 20.** Einzelne Schleimdrüse (mit Schleim umgeben) von oben (in Wasser).

**Fig. 21.** Seitenansicht einer Schleimdrüse.

### Fig. 22—27. *Utr. Warburgi*.

**Fig. 22.** Stück eines Ausläufers H, an welchem in der Achsel des Blattes St eine Inflorescenzanlage If entstandem ist.  $b_1$ ,  $b_2$  Blätter derselben (an  $b_2$  eine Blasenanlage Bl.) A an der Inflorescenzachse stehende Ausläufer.

**Fig. 23.** Eine Inflorescenzanlage jünger als die in Fig. 22 dargestellte.

**Fig. 24.** Blase von der Seite gesehen.

**Fig. 25.** Stützblatt mit Achselsprossanlage (der Verweisungsstrich für die Bezeichnung Ax ist vom Lithographen irrigerweise auf die Anlage des ersten Seitenorganes des Achselsprosses gerichtet).

**Fig. 26.** Etwas ältere Inflorescenzanlage von der Seite.

**Fig. 27.** Blase mit eingezeichnetem optischem Durchschnitt.

### Fig. 28—36. *Utr. orbiculata*.

**Fig. 28.** Stück eines Ausläufers (der Maassstab darunter gibt dessen natürliche Grösse an, mit Blätter und Blasen. In der Achsel des zweiten Blattes (von links) ein Achselspross, von dem aber nur zwei Ausläufer sichtbar sind.

**Fig. 29.** Samen.

**Fig. 30.** Spitze eines Ausläufers von oben  $Bl_1$ ,  $Bl_2$ ,  $Bl_3$  Blasen, b Blattanlage.

**Fig. 31.** Stütz-Blatt-Basis (St.) links davon eine Inflorescenzanlage, V

deren Vegetationspunkt, I, II, III die ersten seitlichen Organanlagen.

**Fig. 32.** Basis eines Blattes mit einem Achselspross, von dem sichtbar ein Ausläufer und ein junges Blatt. Bl. die am Hauptspross stehende flankenständige Blase.

**Fig. 33.** Stück eines kriechenden Stämmchens (H); an demselben ein Blatt (St) mit einem Achselspross. Dieser hat zwei Ausläufer (der grössere Ax ist nicht ganz wiedergegeben), und ein nach vorne stehendes junges Blatt erzeugt, ausserdem in radiärer Vertheilung noch die Anlagen anderer Organe.

**Fig. 34.** Halbirte Blase, der Schnitt geht aber nicht median.

**Fig. 35.** Basis der in Fig. 36 dargestellten Inflorescenz um  $180^\circ$  gedreht, A Ausläufer If Inflorescenzschaft.

**Fig. 36.** Junge Inflorescenz an deren Basis vorne ein junges Laubblatt (L) ein Ausläufer A und eine Schuppe mit Achselspross. Die Figur ist vom Lithographen ungenügend wiedergegeben.

### Fig. 37—50. *Utr. elachista* Goeb.

**Fig. 37.** Stück eines kriechenden Stämmchens mit drei Blättern und drei Inflorescenzen (I). Von den Blasen nur eine sichtbar, bei x Stelle an der eine abgefallene Blase gesessen hat.

**Fig. 38.** Eine Blase von der Seite, mit charakteristischen Behaarung an den Antennen und dem Blasenstiel.

**Fig. 39.** Keimpflanze, unten noch die Samenschale ansitzend. Die Keimachse endigt in eine Inflorescenz (mit Einer Blüte) und trägt eine Anzahl radiär gestellter Ausläufer (vorher auch wohl Blätter, die aber an der vorliegenden Keimpflanze nicht mehr erhalten waren).

**Fig. 40.** Vorderer Theil eines kriechenden Stämmchens. Auf der Oberseite desselben ein Laubblatt mit drei Blasen, demselben annähernd gegenüber ein Ausläufer, dazwischen eine

(einblütige) Inflorescenz, weiter vorne ein vereinzelter Ausläufer.

**Fig. 42.** Spitze eines Ausläufers stärker vergrößert. Sichtbar sind der Vegetationspunkt V, zwei Blattanlagen b, b, eine Inflorescenzanlage I und eine Ausläuferanlage A.

**Fig. 42.** Inflorescenz; oben die kleistogame Blüte, unten deren Deckblatt diesem annähernd gegenüber der verkümmerte Inflorescenzvegetationspunkt.

**Fig. 43 und Fig. 44.** Samen von der Seite und von unten.

**Fig. 45.** Kelch von unten.

**Fig. 46.** Die beiden Staubblätter.

**Fig. 47a.** Staubblatt mit im Antherenfach auskeimenden Pollenkörnern.

**Fig. 47b.** Staubblatt im optischen Längsschnitt (Pollen noch nicht ausgekeimt).

**Fig. 48.** Frucht. Die Samen schimmern durch die Fruchtwand durch.

**Fig. 49.** Kelch schief von oben.

**Fig. 50.** Fruchtknoten von oben.

### Fig. 51—62. *Utr. bifida*.

**Fig. 51.** Junge Inflorescenz am Spross H entstanden, aus ihr entspringen die Ausläufer A und die Rhizoïden K.

**Fig. 52.** Basis dieser Inflorescenz stärker vergrößert.

**Fig. 53.** (In der Lithographie wenig gelungen) seitlicher Ausläufer oben mit einem Blatte und (nahe dem Vegetationspunkt) einer Blattanlage, unten steht ein Ausläufer, der seitlich unterhalb des Blattes stehende Ausläufer ist abgebrochen.

**Fig. 54.** Blase von der Seite.

**Fig. 55.** » » hinten.

**Fig. 56 und 57.** Zweiarmlige Haare aus der Blase von der Seite und von oben.

**Fig. 58 und 59.** Schleimhaar der Vegetativen Theile von der Seite und im optischen Durchschnitt des Stämmchens (59).

**Fig. 60.** Stück des Blattgewebes mit einem Schleimhaar von oben.

**Fig. 61.** Ausläuferende, b b Blattoorgane (nahe dem Vegetationspunkt V eine

Blattanlage, weiter hinten der untere Theil eines älteren Blattes) A Ausläufer.

**Fig. 62.** Ende eines kriechenden Stämmchens (Ausläufers) b ein Blatt, auf dessen Unterseite die Anlage einer Blase Bl, unterhalb desselben zwei seitliche Ausläufer.

### Fig. 63—67. *Utr. rosea*.

**Fig. 63.** Blatt mit Blasen, oben ein Adventivspross angedeutet.

**Fig. 64.** Ausläufer H, an demselben ein Blatt in dessen Achsel ein Spross (Inflorescenzanlage) auf zweien der Blätter Adventivsprosse. (Adv.)

**Fig. 65.** Blase von der Seite, im Eingang Schmutzpartikel, im Innern eine Luftblase angedeutet.

**Fig. 66.** Adventivspross auf einem Blattstiel.

**Fig. 67.** Jüngeres Stadium eines solchen, der Pfeil deutet die Richtung der Blattspitze an.

### Fig. 68—70. *Utr. orbiculata*.

**Fig. 68.** Junge Axillärinflorescenz (nur ein Stück des Stieles des Stützblattes D gezeichnet. Sp Spitze der Inflorescenz, br Deckblatt, V Vorblätter der Blüthe).

**Fig. 69.** Blase im optischen Durchschnitt, in derselben hat sich eine Käferlarve gefangen.

**Fig. 70.** Spross an dem Ausläufer mit tonnenförmig angeschwollenen Internodien stehen.

### Fig. 71—78. *Utr. bifida*.

**Fig. 71.** Samen (stark vergr.). Der Kottyledon B ist bereits hervorgetreten.

**Fig. 72—76.** Keimlinge verschiedener Entwicklung. A Ausläufer, B Blatt, V Vegetationspunkt des Keimsprosses, Bl Blasen.

**Fig. 77.** Kriechender Hauptspross einer jungen Pflanze, ein Blatt hat einen Achselspross, welcher in der folgenden Figur bei stärkerer vergr. gezeichnet ist.

Fig. 78. Stück der vorigen (Blatt mit Axillarspross) stärker vergr., vom Lithographen ganz ungenügend wiedergegeben.

Fig. 79. *Utr. orbiculata*.

Ausläufer, dessen Internodien vorne tonnenförmig anschwellen.

Fig. 80—83. *Utr. reticulata*.

Fig. 80. Blattspitze mit Blase.

Fig. 81. Blattstück mit Blase (A) und Adventivsprossanlage. v.

Fig. 82. Aelterer Adventivspross neben einer Blase letztere wegpräparirt.

Fig. 83. Stück einer fluthenden Inflorescenz an der Blüte (Bl) statt der Vorblätter lange Ausläufer. Br Deckblatt.

Fig. 84 und 85. *Utr. coerulea*.

Fig. 84. Stück aus dem untern Theile einer Inflorescenz. In der Achsel einer Schuppe (Br) hat sich ein Achsel spross gebildet, der statt der Vorblätter zwei Ausläufer entwickelt hat.

Fig. 85. Entspricht Fig. 84 ein Wesentlichen, nur ist statt der Deckschuppe ein Ausläufer vorhanden.

Fig. 86. *Utr. reticulata*.

Jüngeres Stadium von Fig. 83.

Fig. 87. *Utr. rosea*.

Blase von oben.

Fig. 88 und 89. *Utr. longifolia*.

Fig. 88. Blatt, welches oben in einen Ausläufer auszuwachsen im Begriff ist.

Fig. 89. Spross mit zwei Blättern; das rechts ist in einen Ausläufer ausgewachsen, der nach oben schon ein Blatt gebildet hat, das links entstand als Verbreiterung eines Ausläufers (Bl Blasen desselben).

Fig. 90. *Utr. montana*.

Spitze eines Ausläufers, Vegetationspunkt desselben schwach nach oben eingekrümmt. Auf den Flanken Ausläufer, ausserdem auch eine auf dem Rücken.

Fig. 91—95. *Utr. reniformis*.

Fig. 91. Vegetationspunkt eines Ausläufers von der Seite, A Seitenausläufer (blasenträgende, die Blasen aber jetzt noch nicht angelegt) Bl Blattanlage.

Fig. 92. Freipräparirter Vegetationspunkt von vorne. B Blattanlage, die Ausläuferanlage rechts (A) ist wegpräparirt.

Fig. 93. Spitze eines Ausläufers von der Seite. Das Blatt Bl hat einen Achselspross entwickelt, welcher auf der dem Stützblatt abgewendeten Seite eine Anlage gebildet hat.

Fig. 94. Aeltere Blattanlage (B) eines Sprosses von der Seite, an dem Achselspross derselben eine Ausläuferanlage sichtbar.

Fig. 95. Freipräparirter Ausläufer. Vegetationspunkt, an welchem die Anlagen der Seitenausläufer A entfernt sind von oben. Man sieht die Blattanlage Bl mit der Anlage ihres Achselsprosses Ax.

Fig. 96—100. *Utr. inflata*.

Fig. 96. Vegetationspunkt eines Sprosses freigelegt. Der hintere Theil desselben von oben, der vordere von der Seite gesehen. If Vegetationspunkt einer Inflorescenz (von oben) Bs erster (basaler) Ausläufer derselben.

Fig. 97. Habitusbild einer älteren Inflorescenz, nat. Grösse. H schwimmender Hauptspross, B Blatt, oberhalb dessen die Inflorescenz steht, (nicht vollständig gezeichnet, A erster Ausläufer (= Bs Fig. 96) T Schwimmorgane.

Fig. 98. Junge Inflorescenz (das Deckblatt derselben unten abgeschnitten) S Anlage der Schwimmorgane, links unten der primäre Ausläufer.

Fig. 99. Junges Schwimmorgan von der Fläche.

Fig. 100. Adventivspross auf der Unterseite der Gabelung der Blattstrahlen eines Schwimmorgans. Fig. 95—100 gez. von Dr. Giesenhagen.



Fig. 101—105. *Utr. flexuosa*.

- Fig. 101.** Freipräparirter Vegetationspunkt von der Seite, R »rankenähnliche Sprosse».
- Fig. 102.** Freipräparirter Vegetationspunkt. Oberhalb des vierten Blattes die Anlage einer Inflorescenz If, verdeckt durch den primären Ausläufer derselben Bs, derselbe ist durchsichtig gemacht, man sieht den Inflorescenzvegetationspunkt durchschimmern.
- Fig. 103.** Sprossvegetationspunkt mit noch jüngeren Inflorescenzanlage If (gez. von Dr. Giesenhagen).
- Fig. 104.** Inflorescenzanlage freipräparirt. An derselben oben zwei Blütenanlagen (in der Achsel von Deckblättern sichtbar, unten die Anlagen zweier Ausläufer S Rechts von der Inflorescenzanlage deren basaler Seitenspross (bez. der Bezeichnung s. d. Text) links ein (mit der Inflorescenz aber nicht in Zusammenhang stehender) »rankenähnlicher» Spross R.
- Fig. 105.** »Rankenähnlicher» Spross, an seiner Spitze die den Vegetationspunkt umhüllenden muschelförmigen Blätter.

Fig. 106—114. *Utr. exoleta*.

- Fig. 106.** Sprossspitze in Seitenansicht, zwei Blätter sichtbar, das ältere derselben hat einen Achselspross A.
- Fig. 107.** Freipräparirter oberer Theil einer Sprossspitze, drei Blattanlagen sichtbar, die ältere mit Schlauchanlage.
- Fig. 108.** Keimpflanze, rechts und links je ein Kotyledon, dazwischen der fluthende Spross, das erste Blatt desselben ist beschädigt.

**Fig. 109.** Jüngere Keimpflanze, A und B Kotyledonen, an der Basis der schwimmenden Sprosses ein Seitenspross.

**Fig. 110.** Derselbe Keimling um 180° gedreht.

**Fig. 111.** Keimpflanze deren zwei Kotyledonen sich zu fluthenden Stengeln entwickelt haben.

**Fig. 112.** Der untere Theil derselben nach Entfernung der Samenschale, A (wahrscheinlich) verkümmerte Anlage des Mittelsprosses (fluthenden Stengels).

**Fig. 113.** »Krallenspross» (von der Inflorescenzbasis ausgehend), welcher an seiner Spitze Blasen hervorgebracht hat.

**Fig. 114.** Eine Kralle (Blatt) stärker vergrößert.

Fig. 115—117. *Utr. flexuosa*.

**Fig. 115.** Halbirte Blase von innen gesehen.

**Fig. 116.** Längsschnitt durch Blase und Widerlager.

**Fig. 117.** Freipräparirte Klappe von oben gesehen. An den oben stehenden Haaren der Klappe sind die secernirenden Endzellen nicht mehr vorhanden.

Fig. 118—121. *Utr. Warburgi*.

**Fig. 118.** Blase von von unten.

**Fig. 119, 120, 121.** Entwicklungsstadien der Blase im optischen Längsschnitt.

Fig. 122. *Utr. stellaris*.

Junge Blase von hinten gesehen.

## VI. LIMNANTHEMUM.

Hierzu Pl. XVI.

Kaum lässt sich ein schönerer Schmuck für eine Wasserfläche denken, als er den indischen Dorfteichen, Seen etc. durch *Limnanthemum indicum* und namentlich *Limnanthemum cristatum* verliehen ist. Beide Arten besitzen seerosenähnliche, auf dem Wasserspiegel schwimmende Blätter und zierliche weisse, wohlriechende Blüten. Mein Interesse erregten sie namentlich durch ein scheinbares morphologisches Paradoxon. Der Blütenstand scheint *aus dem Stiele des Blattes* seitlich zu entspringen, und dieser Anschein wird dadurch verstärkt, dass der im Wasser fluthende lange „Blattstiel“ in seinem unteren Theile, welcher sich dem auf dem Grund festgewurzelten knolligen Stamme ansetzt stark abgeflacht ist.

In der That haben auch die älteren Autoren das Verhältniss dem Augenschein folgend so aufgefasst. So charakterisirt z. B. Grisebach <sup>1)</sup> seine zweite Sektion der Gattung *Limnanthemum* „*Nymphaeanthe*“ durch „*cymae petiolo insertae*“. In der morphologischen Litteratur habe ich darüber weiter nichts finden können, als eine kurze Bemerkung bei Eichler (Blüthendiagramme I, pag. 246) dass bei einigen ausländischen Arten die Inflorescenzen ihrem Deckblatt angewachsen seien. Dies ist indess nicht der Fall. Schon eine genauere makroskopische

---

1) Grisebach in Decandolle Prodrômus IX pag. 139. In der That hat aber, wie ich nachträglich fand, A. de St. Hilaire das Irrige der alten Ansicht schon klar hervorgehoben. Er sagt (Voyage au district des diamans II, pag. 415): Linné, Willdenow et une foule d'autres ont decrit les Villarsia à ombelles comme présentant de longs pédoncules, de l'extrémité desquels s'échappent des fleurs, mais ces botanistes n'ont pas été au delà des simples apparances. La tige est horizontale (— dies ist bei den von mir untersuchten Arten (*L. indicum*, *cristatum* und *Humboldti* nicht der Fall) — et donne naissance a une ombelle qui la termine réellement; la feuille vraiment latérale comme l'est toujours cette partie de la plante est obligée, pour se soutenir sur l'eau, de prendre la même direction que la tige, et alors son pétiole semble continu avec cette dernière, l'ombelle au contraire prend pour fleurir une direction verticale. Les deux bractées, qui semblent l'embrasser sont tout simplement des espèces de gaines ou stipules petiolaires les bractées véritables se trouvent entre les pédoncules.

Untersuchung zeigt, dass der zu der schwimmenden Spreite gehörige Stiel nicht wie es zunächst scheint, sehr lang, sondern vielmehr auffallend kurz ist, nur der Theil des Stieles oberhalb der Inflorescenz ist der Blattstiel (K. Fig. 1) er endet mit einer kurzen scheidenförmigen Basis (Bs. Fig. 1) welche die Inflorescenz im Jugendstadium umfasst.

Die Aufklärung des beschriebenen Verhältnisses und des Aufbaues von *Limnanthemum* ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte, welche speciell bei *Limnanthemum indicum* (theilweise auch bei *L. cristatum* und der amerikanischen Art *L. Humboldti*) verfolgt wurde.

Weder die durch Grisebach vertretene ältere Ansicht, noch Eichlers Angabe entsprechen dem Sachverhalt.

Die Inflorescenzen sind vielmehr terminal und die ganze *Limnanthemum*-Pflanze zeigt einen sympodialen Aufbau. Damit im Zusammenhange steht auch das bisher, wie es scheint, ganz übersehene Vorkommen von Niederblättern welche am Grunde der Inflorescenzen stehen. Es sind dies grüne, scheidenförmige Gebilde mit einer kleinen Spitze, welche als verkümmerte Spreitenanlage aufzufassen ist, während der Haupttheil des Niederblattes aus dem vergrösserten Blattgrund einer umgebildeten Blattanlage hervorgegangen ist. Bisweilen entwickelt sich übrigens die verkümmernde Spreitenanlage weiter (namentlich bei *L. Humboldti*) sei es zu einer unscheinbaren Spitze oder zu einer kleinen den Wasserspiegel nie erreichenden Spreite. Es ist also das Niederblatt hier auf dieselbe Weise durch Umbildung einer Laubblattanlage entstanden, wie es früher für andere Fälle nachgewiesen wurde<sup>1)</sup>.

Jede Inflorescenz beginnt mit zwei, einander annähernd gegenüberstehenden Blättern, welche wir wohl unbedenklich als die Vorblätter derselben bezeichnen dürfen. Das eine, untere derselben ist ein Niederblatt, das andere, obere ein Laubblatt. Ersteres bleibt am Grunde der Inflorescenz stehen, und bringt

---

1) Botanische Zeitung 1880 pag. 753 ff. Vergleichende Entwicklungsgeschichte (Schenks Handbuch III, pag. 243 ff.).

als Achselspross eine neue Inflorescenz, ersteres dagegen bildet das Laubblatt, welches scheinbar den Blütenstand auf seinem Blattstiel trägt <sup>1)</sup>. Ein Querschnitt durch die Basis eines Inflorescenzverzweigungssystems wie er in Fig. 2 dargestellt ist, trifft nur die Niederblätter, und da dieselben bei den aufeinander folgenden Inflorescenzen jeweils um 90° von einander abstehen, so sind die Inflorescenzen zickzackförmig angeordnet. Ja ist der Querschnitt einer Inflorescenz zu der das Niederblatt *N* gehört u. s. w.

Das Laubblatt, welches an der Inflorescenz entsteht, zeigt insofern eine eigenthümliche Entwicklung, als es frühe schon den Vegetationspunkt der Inflorescenz, an dem es steht, zur Seite drängt, und Terminalstellung einnimmt. So ist in Fig. 3, wo *N* das (zuerstentstehende) Niederblatt, I. die Spitze der Inflorescenzachse und *b* das Laubblatt darstellt, das letztere noch deutlich seitlich, in Fig. 4, 5, 6, dagegen gewinnt es den Anschein, als ob der Sprossvegetationspunkt seitlich am Blatte entstände, das ihn zur Seite gedrängt und sich in die Verlängerung der Sprossachse gestellt hat. Dieser zur Seite gedrängte Vegetationspunkt I bringt dann zunächst ein in Fig. 6 mit *br.* bezeichnetes Blatt hervor. Das Blatt *b.* (das später zum schwimmenden Laubblatt wird) hat einen Achselspross II hervorgebracht, welcher ebenso wie I, (die Spitze des Inflorescenzachse) II und der in der Achsel von *br.* entstehende Vegetationspunkt, den wir mit III bezeichnen können, zu einer Blüte wird, III bringt keine Seitenblüten hervor, während II sich weiter verzweigt und einen cymösen Blütenstand bildet. (vgl. Fig. 1 u. 8). Die Anordnungsverhältnisse in dem letzteren sollen hier nicht weiter geschildert werden. Dagegen ist bemerkenswerth, dass in dem Winkel zwischen Inflorescenz und schwimmendem Blatt regelmässig ein vegetativer Spross entsteht V Fig. 1 und 8, der sich bewurzelt, neue Blütenstände erzeugt etc. Ob es ein vegetativer Seitenspross der Inflorescenz ist, oder (wie es den Anschein hat) ein „Beispross“ derselben

---

1) Die Zwischenräume zwischen den jugendlichen Organen sind mit Schleim erfüllt.



habe ich nicht näher untersucht. Übrigens kommt das Auftreten vegetativer Sprosse in den Inflorescenzen auch bei anderen Wasserpflanzen vor.

Das oben kurz geschilderte Verhalten ist das einfachste. Es finden sich aber nicht selten Abweichungen von demselben. So kann sich, wie Fig. 7 zeigt, das sonst ganz kurz bleibende Internodium zwischen *b* und *br* strecken, *br* den Vegetationspunkt I übergipfeln, und nun *br* sich zu einem eine Inflorescenztragenden Laubblatt entwickeln, während es normal ein Hochblatt darstellt. Ebenso kann aus dem Vegetationspunkt II eine besondere mit Schwimmblatt versehene Inflorescenz hervorgehen.

Die biologische Bedeutung der eigenthümlichen Wuchsverhältnisse von *Limnanthemum* liegt klar vor Augen. Das breite der Wasseroberfläche aufliegende Schwimmblatt verleiht der Inflorescenz den nöthigen Halt auf dem Wasserspiegel, während die sehr starke Verlängerung der Inflorescenzachse sich offenbar nach der Tiefe des Wassers regelt, und so bewirkt, dass die Blattfläche den Wasserspiegel erreicht, also denselben Dienst leistet, welcher sonst (z. B. bei einem Nuphar oder Nymphaeablatt) dem Blattstiel zukommt, der bei *Limnanthemum* nur ganz kurz ist. Ausserdem ist auch zu beachten, dass die weissen Blüten, (von denen immer nur eine aufblüht) sich von der neben ihnen stehenden Blattfläche abheben und dadurch den blütenbesuchenden Insekten noch auffälliger sein werden, als wenn sie sich einzelt über den Wasserspiegel erheben würden. Ferner können die in dem Schwimmblatte assimilirten Stoffe auf kürzestem Wege den reifenden Früchten zugeführt werden, während der Weg vom Rhizom aus ein viel längerer ist. Leider hatte ich keine Gelegenheit das Verhalten junger noch nicht blühender Pflanzen zu untersuchen. Es ist mir aber wahrscheinlich, dass dieselben langgestielte Schwimmblätter besitzen, dass also das Kurzbleiben des Blattstieles an dem Schwimmblatt der Inflorescenz nur eine den oben erwähnten Zwecken dienende „Anpassung“ darstellt. Dafür spricht auch die Erfahrung, welche ich bei der Kultur von *Limnanthemum Humboldti* als Landpflanze machte. Diese Art wächst als Landpflanze ganz gut, nur bleiben



die Blätter kleiner. Neben solchen Blättern welche (nicht zur Entwicklung gelangende) Inflorescenzen (scheinbar) tragen bildeten sich auch langgestielte, mit scheidiger Basis dem Rhizom aufsitzende. Dies ist wohl auch die Form in welcher die Pflanze im nichtblühenden Zustand lebt. Die blühenden Pflanzen lassen die am Rhizom stehenden Blätter zu Niederblättern verkümmern und bilden nur ein an der Inflorescenz stehendes Blatt als Schwimmblatt aus. Derartige Inflorescenzschwimmblätter sind ja auch bei anderen Wasserpflanzen bekannt und haben überall wohl die biologische Funktion, welche oben für die von *Limnanthemum* dargelegt wurde; es sei hier nur erinnert an *Cabomba* und *Ranunculus aquatilis*, sowie an die in der vorhergehenden Abhandlung für *Utricularis stellaris* und *U. inflata* geschilderten Verhältnisse.

Eigenthümlich ist auch der anatomische Bau der Inflorescenzachsen und der Blütenstiele, und hierin unterscheiden sich die Angehörigen der Sektion „*Nymphaeanthe*“ wesentlich von der „*Waldschmidtia*“ (Grisebach a. a. O.) C. R. Clarke in Hooker's *Flora indica* IV 131 hat mit Unrecht die Eintheilung von *Limnanthemum* in zwei Sektionen aufgegeben). Letztere nämlich besitzen sowohl im Stengel als in dem Blütenstiele normalen dikotylen Bau, einen von einer Stärkescheide umgebenen typischen Bündelring. Bekannt sind ausserdem die in die Intercellularräume hineinragenden an die der *Nymphaeaceen* erinnernden Haare (die aber nicht wie die der letzteren Kalkoxalat in die Membran eingelagert haben). Das Rhizom von *Limnanthemum cristatum*, *Humboldti* etc. zeigt ebenfalls normal dikotylen Bau. Ein Querschnitt durch eine Inflorescenzachse von *L. cristatum* dagegen erinnert, wie Fig. 9 zeigt, was die Vertheilung der Gefässbündel betrifft, eher an monokotyle Verhältnisse, oder an die, welche sich bei den *Nymphaeaceen* finden.

Zunächst fällt ein annähernd in der Mitte liegendes stärkeres Gefässbündel auf (A. Fig. 10) welches ich als aus zwei Gefässbündeln zusammengesetzt betrachten möchte. Erstens nämlich findet man deutlich, namentlich im untern Theil des

Inflorescenzstieles zwei Gefässtheile, ein Auseinanderweichen des Gefässbündels in zwei, zweitens sind bei *L. Humboldti* an derselben Stelle zwei Gefässbündel vorhanden. Dieses Gefässbündel sowohl wie die peripherischen sind von einer Stärkescheide umgeben, die äusseren Gefässbündel anastomosiren theils mit den innern, theils unter sich (bei *b* in Fig. ist eine Stelle, wo sich zwei Gefässbündel vereinigt haben).

Im Blütenstiel (Fig. 10) ist eine ähnliche Vertheilung: in der Mitte ein aus drei Gefässbündeln zusammengesetzter Gefässbündelkörper, in der Peripherie (in diesem Falle) vier (bei andern auch mehr) Gefässbündel. Irgendwelche „Erklärung“ für dieses Verhalten vermag ich nicht zu geben, und gehe deshalb auch nicht näher darauf ein.

*Limnanthemum aurantiacum* sammelte ich bei Bentotte; diese Art gehört offenbar in dieselbe Sektion wie unser *L. nymphoides*, der anatomische Bau ist wie bei diesem ein normaler, und wir dürfen wohl annehmen, dass dies auch für die andern Arten gilt, und somit die Untersuchung eines Blütenstieles schon Auskunft darüber zu geben vermag, in welche Sektion die betreffende Art gehört.

Der Aufbau von *L. aurantiacum* welches wie *L. nymphoides* lang im Wasser fluthende Sprosse besitzt, ist folgender. Die Stämme schliessen auch hier mit Terminalblüten ab. Der letzteren gehen zwei Blätter voraus. Eines derselben, ll Fig. 11, 12 ist als Laubblatt, das andere s als Hochblatt ausgebildet, es trägt eine Blüte in der Achsel (eventuell einen kleinen cymösen Blütenstand). In der Achsel des Laubblattes dagegen steht ein Spross, der die Inflorescenz fortsetzt, ebenfalls mit einer Blüte endigt, zwei Blätter hervorbringt, deren Achselprodukte sich ebenso verhalten, wie die des Sprosses I. Der Wuchs ist also auch hier ein sympodialer, nur bildet sich ein langer auf der Wasseroberfläche schwimmender Spross, während bei *Limnanthemum cristatum* etc. die Inflorescenzen durch ein kurzes sympodiales Basalstück verbunden sind. Imerhin ist die Übereinstimmung der Wuchsverhältnisse bei beiden Sektionen grösser, als es auf den ersten Blick scheint. Wir sehen in beiden

Fällen eine dichasiale Anlage der Inflorescenz, von der aber nur einer der beiden Seitensprosse sich weiter zu entwickeln pflegt. Eine eingehende Untersuchung des Verzweigungsverhältnisse an reichlicherem Material als es mir zu Gebote stand, wird vielleicht die Übereinstimmung noch grösser erscheinen lassen.

## FIGURENERKLÄRUNG.

### Pl. XVI.

**Fig. 1.** *Limnanthemum Humboldti* Inflorescenz mit Schwimmblatt St. Inflorescenzstiel, Bs. Blattscheide K. Blattstiel, b. Spreite des Schwimmblattes, welche von der Seite gesehen verkürzt erscheint I, II, III. Die drei ersten Blüten; V. Vegetativer Beispross der Inflorescenz.

**Fig. 2—7.** *Limnanthemum indicum* Fig. 2 Querschnitt durch die Basis einer Inflorescenz, die sympodiale Verkettung der Inflorescenzen zeigend. Ja älteste Inflorescenz, Na das zugehörige Niederblatt. In dessen Achsel Inflorescenz Ib, u. s. w.

**Fig. 3.** Freipräparierte junge Inflorescenzanlage I die Spitze derselben (so auch in den folgenden Figuren) H. das zugehörige Niederblatt, b. das Laubblatt.

**Fig. 4.** Ältere Inflorescenzanlage, die Spitze derselben ist von dem Blatte b schon zur Seite gedrängt.

**Fig. 5.** Noch ältere Inflorescenzanlage, das zugehörige Niederblatt ist hier

als Laubblatt entwickelt und zeigt einen Achselspross.

**Fig. 6.** Inflorescenzanlage mit der ersten Seitenblüte (II) in der Achsel der Braktee br.

**Fig. 7.** Inflorescenzanlage s. Text.

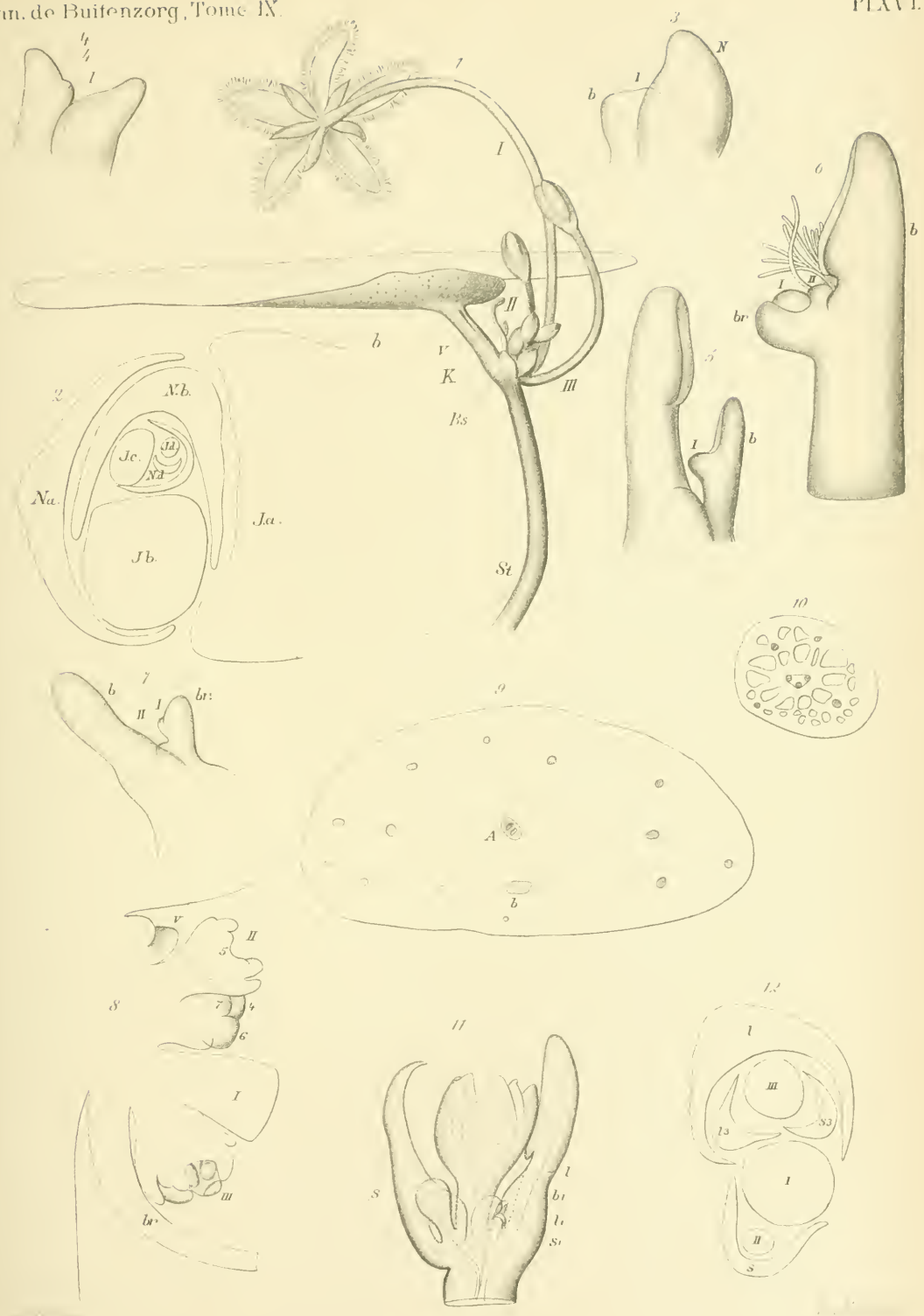
**Fig. 8.** Längsschnitt durch eine Inflorescenz von *Limnanthemum Humboldti* I, II, III. Die drei ersten Blüten (I Gipfelblüte) v vegetativer Seitenspross.

**Fig. 9.** Querschnitt durch die Basis einer Inflorescenzachse von *Limnanthemum cristatum*; die Gefässbündel sind schraffirt, bei b ist eine Stelle getroffen, wo zwei Gefässbündel sich vereinigt haben.

**Fig. 10.** Querschnitt durch einen Blütenstiel derselben Art, auch die Interzellularräume sind eingetragen.

**Fig. 11.** *Limnanthemum aurantiacum*. Freipräparierte Inflorescenz. S. Niederblatt, L. Laubblatt. In dessen Achsel der Achselspross welcher die Inflorescenz fortsetzt.

**Fig. 12.** Querschnitt durch eine Inflorescenz I. Terminalblüte, II Seitenblüte, III Achselspross des Laubblattes l mit zwei Vorblättern.







# LES TRENTEPOHLIA DES INDES NÉER- LANDAISES,

PAR

É. DE WILDEMAN.

---

Les espèces appartenant au genre *Trentepohlia*, quoique assez bien connues dans leurs formes d'Europe, le sont bien moins dans leurs formes extra européennes, tant au point de vue de leurs variations que de leur dispersion. Nous ne connaissons que fort peu d'espèces américaines. Quant à l'Asie, les quelques espèces données par M. Zeller, dans son travail sur les algues récoltées par M. Kurz<sup>1)</sup> paraissent insuffisamment connues, d'autant plus que les échantillons de ces formes sont très rares dans les herbiers et n'ont point été figurées. L'Afrique n'a fourni, jusqu'à ce jour qu'un ou deux types encore mal définis et il en est de même pour l'Australie. Pour les Indes Néerlandaises qui se rattachent, d'un côté à l'Australie, et de l'autre, à l'Asie, nous ne possédions presque aucun renseignement.

Madame Weber-van Bosse, dans un voyage qu'elle a fait dans ces régions, a récolté une assez belle série d'algues et a bien

---

1) Algen gesammelt von S. Kurz in Arracan und British Burma, bestimmt und systematisch geordnet von Dr. G. Zeller in *Hedwigia* 1873, p. 190.

voulu me communiquer, les espèces qui se rapportent au genre *Trentepohlia*.

Comme le montre ce travail, nous verrons aux Indes des représentants des espèces européennes, américaines et australiennes, ce qui semble indiquer que les espèces du genre en question ont une dispersion très étendue et que quelques-unes pourraient bien être ubiquistes.

Comme je l'ai fait remarquer dans une note que j'ai présentée à la Société royale de botanique de Belgique au mois d'octobre dernier, la classification adoptée par M. Hansgirg <sup>1)</sup>, et qui a été reprise par M. De-Toni, dans son *Species algarum* <sup>2)</sup>, est tout à fait défectueuse. Les caractères différentiels des deux tribus qui composent ce genre sont basés par ces auteurs, sur la couleur et l'odeur des filaments; or nous savons que ces caractères peuvent varier à l'infini, suivant les circonstances de la récolte, de la végétation, de la dessiccation et que du reste les échantillons desséchés peuvent très facilement perdre les caractères relatifs à l'odeur. Ces caractères peuvent cependant être utiles dans certain cas, mais ne sont jamais que des caractères accessoires.

J'ai proposé, au mois de novembre dernier <sup>3)</sup>, une autre subdivision dans le genre *Trentepohlia*, division basée sur la forme même des cellules, qui me paraît être assez constante chez les différentes espèces.

Les caractères de ces subdivisions sont:

*A.* Filaments de coloration et d'odeur variables, composés de cellules cylindriques rarement irrégulièrement elliptiques; dans ce dernier cas, l'on trouve toujours en même temps que des cellules elliptiques, des cellules cylindriques.

*B.* Filaments de coloration et d'odeur variables, formés de cellules ovales, elliptiques ou irrégulières, jamais complètement cylindriques.

1) Sur quelques espèces du genre *Trentepohlia* in *Bull. Soc. bot. Belgique* 1889, 2<sup>e</sup> partie, p. 99.

2) De-Toni, *Sylloge algarum*, p. 236 et p. 242.

3) Note sur le genre *Trentepohlia* in *Bull. Soc. bot. de Belgique* 1889, 2<sup>e</sup> partie, p. 125.

Le genre *Trentepohlia* fait partie de la grande famille des Confervacées; avec les espèces du genre *Cladophora* et de quelques genres voisins, il constitue un groupe particulier caractérisé par une croissance terminale. Cette croissance terminale nous offre deux types différents selon que nous avons à faire soit aux espèces appartenant au premier groupe ou au second. Pour les types de la première subdivision la croissance terminale se ferait par un simple allongement de la cellule, qui a primitivement partout le même diamètre, donc suivant le même genre d'allongement que chez les *Cladophora*; mais pour les formes de la deuxième subdivision la turgescence cellulaire exerçant une pression considérable sur la partie intérieure de la membrane, celle-ci finit par faire céder la portion externe qui n'est plus extensible, et le protoplasme, enveloppé de la membrane jeune fait hernie vers l'extérieur. C'est pourquoi nous remarquons chez les espèces qui composent la seconde subdivision des cellules terminales présentant l'aspect que j'ai figuré pl. XIX, fig. 9a, 13a, 14a, 18a. L'accroissement se fait donc, dans ce cas, par un véritable bourgeonnement.

Le genre *Trentepohlia* compte actuellement une quarantaine d'espèces, dont un grand nombre sont encore peu connues. Les Indes néerlandaises possèdent, d'après les récoltes de Madame Weber—van Bosse, une douzaine de types dont un cependant paraît encore douteux. De ces douze espèces, trois sont jusqu'à présent propres aux Indes; les autres sont plus ou moins largement dispersées sur le globe. Il est probable que des recherches ultérieures, dans les Indes feront découvrir la plupart des autres formes décrites jusqu'à ce jour.

En terminant cet avant-propos, je prie Madame Weber-van Bosse, d'accepter mes sincères remerciements pour la bienveillance qu'elle a eue de me communiquer les matériaux qui ont servi de base à ce travail.

#### TRENTEPOHLIA *Martius*.

*Trentepohlia Martius Flora cryptogamica Erlangensis* p. 351.

*Chroolepus Agardh Systema algarum* p. XXI.

Byssus, Ectocarpus, Conferva, Lichen, Dematium sp. auct.

Thallus forma varia, e filamentis irregularibus, lateraliter ramosis saepe dense intricatis, constans aerophilus, plus minus violae odore fragrans; contentus cellularum rufo-brunneus, aureus vel aurantiaco flavus (viv.); ramuli secundarii primarii aequi crassi; cellulae ramorum terminales obtusae vel plus minus a cuminatae. Zoogonidangiis rotundatis, ovatis, intercalariibus e cellulis vegetativis forma magnitudineque plerumque distincte; lateralibus, terminalibusque, sessilibus vel pedicellatus e cellula uncinata, lageniforma sustentis.

Hab. in cortice arborum, in lignis vetustis, ad muros, ad rupes, ad foliis, in saxosis<sup>1)</sup>.

#### CONSPECTUS SPECIERUM.

A. Thallus varia, filamentis e cellulis cylindraceis, rarius irregularis formatis (sp. 1—6).

Filamentis 9—20  $\mu$  latis; zoogonidangiis sessilis terminalibus lateralibusque . . . . . 1 *T. aurea*.

Filamentis 18—26  $\mu$  latis; zoogonidangiis sessilis lateralibus vel subpedicellatis, numerosis approximatis. 2 *T. polycarpa*.

Filamentis 12—18  $\mu$  latis; zoogonidangiis e cellula uncinata sustentis, unica . . . . . 3 *T. villosa*.

Filamentis 14—20  $\mu$  latis; zoogonidangiis e cellula uncinata sustentis, 2—7, congestis . . . . . 4 *T. plejocarpa*.

Filamentis 9—12  $\mu$  latis; zoogonidangiis e cellula uncinata sustentis, unica . . . . . 5 *T. Bossei*.

Filamentis 9—14  $\mu$  latis; zoogonidangiis e cellula terminalia formatis. . . . . 6 *T. luteo-fusca*.

B. Thallus varia, filamentis e cellulis ovatis, ellipticis vel irregularis formatis (sp. 7—11).

Filamentis 5—10  $\mu$  latis; zoogonidangiis sessilis lateralibus, rarius pedicellatis . . . . . 7 *T. abietina*.

---

1) Dans les descriptions du genre et des espèces, je me suis autant que possible rapproché des diagnoses du Sylloge algarum de M. De-Toni.

Filamentis 9—12  $\mu$  latis; zoogonidangiis sessilis lateralibus terminalibusque . . . . . 8 *T. procumbens*.

Filamentis 7—10  $\mu$  latis; zoogonidangiis sessilis lateralibus terminalibusque . . . . . 9 *T. lagenifera*.

Filamentis 14—20  $\mu$  latis; zoogonidangiis intercalaris, vel e cellula lageniforma sustentis . . . . 10 *T. torulosa*.

Filamentis 14—23  $\mu$  latis; zoogonidangiis non visis. 11 *T. monilia*.

1. *Trentepohlia aurea* (L.) Martius; *De-Toni Sylloge algarum*, vol. I, p. 236.

Rufo-aurantiaca, sicca virescens vel flavescens; filamentis cylindraceis, ramosis; cellulis vegetativis aequalibus vel duplo triplove longioribus, 9—20  $\mu$  latis; zoogonidangiis sessilis, terminalibus lateralibusque, globosis ovatis 18—32  $\mu$  latis.

Hab. in lignis vetustis.

Sumatra: Pajakomboh.

Pl. XVII, fig. 1—6.

Cette forme présente la plus grande analogie avec le type tel que nous le trouvons en Europe; il y a cependant quelques différences dans l'aspect des gamétanges, qui sont parfois assez allongés, mais on remarque dans la fructification tous les passages entre les zoosporanges arrondis et allongés plus ou moins renflés au centre. Je n'ai pas trouvé, dans cet échantillon, de gamétange pédicellé comme dans certaines formes européennes (*Tr. uncinata* (Gobi) Hansgirg<sup>1)</sup>).

2. *Trentepohlia polycarpa* Nees et Montagne; *De-Toni Sylloge algarum*, vol. I, p. 238; *Trentepohlia flava* var. *tenuior* Grunow excl.<sup>2)</sup>.

Caespitulis regidiusculis, lanoso — crispatis, siccate sordide sulphureis vel pallide lutescens, filamentis subrectis, ramosis, ramulos elongatos simplices vel etiam ramelliferos, cellulis vegetativis cylindraceis 14—26  $\mu$  latis, diametro duplo-triplove

1) Voyez *Bull. Soc. bot. Belg.* 1888. 1<sup>e</sup> partie, p. 79.

2) Sur quelques espèces du genre *Trentepohlia* in *Bull. Soc. bot. Belg.* 1889, 2<sup>e</sup> partie, p. 65.



longioribus; zoogonidangiis lateralibus, numerosis approximatis, sessilibus vel subpedicellatus.

Hab. in cortice arborum, in saxosis.

Sumatra: Manindjau, Fort de Kock.

Célèbes: Loka (Bonthain).

Pl. XVII, fig. 7—14.

Cette espèce, très caractéristique par le mode de disposition de ses fructifications, paraît posséder une dispersion très étendue; nous trouvons dans le Sylloge de M. De-Toni, Pérou, Chili, Rio Madera et Amazones, Terre de feu, Haïti. Sans pouvoir affirmer d'une façon positive que l'échantillon de la Terre de feu signalé par M. De-Toni, appartienne bien à cette espèce, nous voyons cette espèce être commune à bien des régions de l'Amérique. Sa présence aux Célèbes et à Sumatra doit la faire rechercher dans l'Asie continentale, où elle existe peut-être.

Les fructifications peuvent se présenter sous deux aspects. Dans le premier cas, elles sont sessiles sur le rameau principal et réunies souvent côte à côte formant toute une série. Une cellule peut parfois donner naissance à plusieurs zoosporanges qui forment ainsi une espèce de bourrelet autour du filament. Dans le second cas, elles sont distribuées sur un rameau court ou long. Si le rameau est court, les gamétanges forment de petits amas rameux, constitués par un grand nombre de zoosporanges.

La production des rameaux et des ramuscules fructifères paraît toujours se faire à angle droit, par rapport au rameau principal.

3. *Trentepohlia villosa* (Kützinger) De-Toni *Sylloge algarum*, vol. I, p. 239.

Caespitulis rigidiusculis, lanoso-crispatis siccate pallide lutescens, vel virescens, filamentis 12—18  $\mu$  latis, teneris, flaccidis, pellucidis, levibus, ramosis, ramis elongatis, cellulis vegetativis cylindraceis diametro duplo-sesqui longioribus; zoogonidangiis lateralibus aut terminalibus, globoso-elliptico, tegumento subverruculoso praedita, e cellula subzoogonidangiali uncinata sustentis, zoogonidangis 28—33  $\mu$  latis.

Hab. in cortice arborum, in saxosis.

Java: Tundjak, Buitenzorg.

Sumatra: Kaju-tanam, Pajakomboh, Fort de Kock, Matua, Manindjau.

Pl. XVII, fig. 15—19.

Cette espèce qui est peut-être la même que les *T. Montis-Tabulae* (Reinsch) De-Toni et *T. Tuckermanniana* Montagne est caractérisée par la forme de ses fructifications toujours supportées par une cellule plus ou moins recourbée en crochet; le gamétange est toujours solitaire. Ce dernier est plus ou moins globuleux et présente généralement une surface verruculeuse. Nous la trouvons au Brésil, au Pérou, aux Iles Philippines, aux Iles Falkland, au Cap Horn, à Java, à Sumatra et pour avoir la dispersion complète telle que nous la connaissons actuellement, il faut ajouter l'île Tahiti où elle a été indiquée par M. Grunow sous le nom de *T. flava* var. *tenuior* Grunow.

Chez cette espèce également les rameaux naissent à angle droit; cependant des cellules supportant des fructifications, naissent parfois en formant des angles très aigus par rapport aux rameaux sur lesquels ils ont pris naissance.

4. *Trentepohlia plejocarpa* Nordstedt; De-Toni *Sylloge algarum* vol. I, p. 244.

Saxicola, sicca virescens vel flavescens, filamentis in caespitulos laxè tomentosos aggregatis 14—20  $\mu$  latis, ramosis; cellulis vegetativis cylindræis, diametro duplo-quadruplo longioribus; zoogonidangiis late ellipsoideis, circiter 21  $\mu$  latis, e cellula paullo dilatatum (31  $\mu$  circ.) 2—7, rarius 1—2 congestis.

Hab. in saxosis.

Sumatra: Fort de Kock.

Pl. XVII, fig. 1—3.

Cette espèce, qui a été créée par M. Nordstedt sur une forme du Brésil, se rapproche du *T. villosa*, dont elle diffère par le mode de réunion des fructifications. Ces dernières pédicellées sont au nombre de plusieurs, rarement solitaires, en cas d'avortement, et réunies sur une cellule renflée à sa partie supérieure.

Les pédicelles des gamétanges viennent s'insérer en ombelle autour de cette cellule réceptaculaire. Cette forme de fructification a la plus grande analogie avec celle que présente les zoosporanges du *Mycoidea parasitica* Cunningham.

Nous ne connaissons jusqu'ici cette espèce que du Brésil, mais elle doit être assez commune dans toute l'Amérique méridionale. Comme chez les deux espèces précédentes, la ramification paraît se faire généralement à angle droit.

### 5. *Trentepohlia Bossei* De Wildeman<sup>1)</sup>.

Tr. strato tenui, subtomentoso, sicca virescens, vel lutescens; filamentis ramosis, cellulis vegetativis cylindraceis 9—12  $\mu$  latis, duplo-triplove longioribus, membrana fusca tenuis; zoogonidangiis terminalibus globosis-ellipticis, unicis (circ. 26  $\mu$  latis, e cellula subzoogonidangiali (circ. 16  $\mu$  latis) sustentis.

Hab. in cortice arborum.

Célèbes: Luwu.

Pl. XVIII, fig. 4—13.

Cette espèce se rapproche, à première vue, du *T. diffusa* De Wild. que j'ai décrit sur des échantillons provenant de Ceylan, et se rapprocherait, par ce fait, d'après M. De-Toni, du *Tr. Kurzii* (Zeller) De-Toni, je ne connais cette dernière espèce que par la description originale de M. Zeller (in *Hedwigia* loc. cit.) et par celle du Sylloge algarum. Ces descriptions ne m'ont pas paru suffisantes pour pouvoir rapporter cette nouvelle espèce au *T. Kurzii*. Quoiqu'il en soit, le *T. Bossei* est bien différent du *T. diffusa*, tout d'abord par la coloration brunâtre de la membrane cellulaire, coloration qui n'existe pas chez ce dernier et par le diamètre des zoosporanges qui, dans la nouvelle espèce que je décris ici, a environ 26  $\mu$  et peut atteindre quelquefois 30  $\mu$ ; tandis que dans l'espèce que j'ai signalée précédemment (*T. diffusa*) je n'ai jamais trouvé de gamétanges dont le diamètre dépassât 14  $\mu$ .

Une modification curieuse que j'ai remarquée assez souvent sur les filaments c'est la formation d'un rameau latéral au

1) Dédié à Madame Weber—van Bosse.

détriment de la cellule qui supporte le gamétange, ou la transformation du zoosporange lui-même en une nouvelle cellule en crochet qui portait souvent le gamétange définitif. Ou peut aussi trouver dans le filament plusieurs cellules renflées qui sont les premiers stades de la formation d'une fructification, dont le développement ne s'est probablement pas effectué pour une cause quelconque, la croissance terminale a continué et ce n'est que plus tard qu'il s'est formé à l'extrémité du filament une fructification.

Cette espèce formait un feutrage à la surface d'une écorce de palmier, feutrage, qui, à l'état sec, présente une couleur d'un brun-verdâtre.

#### 6. *Trentepohlia luteo-fusca* De Wildeman.

Tr. caespitulis rigidiusculis, lanoso-crispatis, sicca aurantiaca; filamentis articulis cylindraceis 9—14  $\mu$  latis, filamentis decumbentibus duplo quadruplove longioribus; membrane crassa fusca. Zoogonidangiis terminalibus, ovalibus circiter 16  $\mu$  latis.

Hab. in saxosis.

Sumatra: Fort de Kock.

Pl. XVIII, fig. 14—16.

Cette espèce, toute différente des formes signalées plus haut, se présente sous l'aspect de touffes assez épaisses, fortement colorées en brun orangé. Cette coloration est due à la membrane assez épaisse et colorée elle-même.

La production des rameaux se fait assez irrégulièrement, tantôt en formant un angle droit, surtout sur les rameaux basilaires, tantôt un angle aigu principalement sur les rameaux dressés. La forme des cellules varie également. C'est ainsi que régulièrement cylindriques dans les portions dressées, elles sont plus ou moins irrégulières dans la partie de l'algue couchée sur le substratum.

Le *T. luteo-fusca* me paraît devoir être assez commun; j'ai remarqué dans d'autres collections des formes analogues. Le gamétange est assez particulier, terminal et au lieu de se pré-

senter sous un aspect globuleux renflé, comme chez la plupart des *Trentepohlia* connus; il est à peine différencié des autres cellules. Le zoosporange est un peu renflé vers sa partie médiane et se termine plus ou moins en bec à l'extrémité duquel se trouve l'ostiole.

7. *Trentepohlia abietina* (Flotow) Hansgirg; *De-Toni Sylloge algarum*, vol. I, p. 237.

Tr. strato tenni vel caespitulis exiguis, siccatis griseo-flavescentibus vel subrufescentibus; filamentis ramisque tenuioribus, varie curvato flexuosis, plus minusve torulosis; cellulis vegetativis 5—10  $\mu$  latis, diametro aequalibus duplo triplo longioribus, modo cylindricis modo tumidis; zoogonidangiis sessilibus, terminalibus lateralibusque numerosis, subglobosis 14—25  $\mu$  crassis, aequantibus, rarius pedicellatis e cellula uncinata 12—17  $\mu$  latis sustentis.

Hab. in cortice arborum.

Sumatra: Matua, Manindjau, Muka-Muka, Singkarah.

Java: Tjibodas.

Célèbes: Loka (Bonthain), Maros.

Pl. XVII, fig. 18—22; pl. XIX, fig. 1—3.

Cette forme des Indes diffère en quelques points de celle que nous connaissons en Europe, mais je n'ai cependant pu trouver de différences suffisantes pour en faire une nouvelle espèce. Elle forme pour aussi dire la transition entre les deux sections que j'établis dans le genre, car, dans bien des cas, l'on rencontre des cellules presque rectangulaires.

Les échantillons que j'ai pu étudier sont bien fructifiés. Les gamétanges sont terminaux ou latéraux; dans ce dernier cas, ils sont souvent disposés en séries de 5 à 6 contigus. Les zoosporanges du type européen sont décrits comme ayant environ 30  $\mu$  de diamètre. On pourrait donc croire qu'entre la variation des Indes et celles que nous trouvons en Europe il y a une différence quant aux grandeurs des fructifications, mais ce serait là une erreur, car j'ai souvent trouvé dans des exemplaires récoltés en Europe des gamétanges de 15  $\mu$  de diamètre.



La ramification est très irrégulière, tantôt elle est à angle droit, tantôt à angle fortement aigu. Cette espèce de *Trentepohlia* paraît posséder, comme beaucoup d'autres, une partie radicante qui diffère de la portion que l'on trouve généralement figurée et qui représente les filaments dressés du *Trentepohlia*, les cellules de ces parties sont plus irrégulières et quelques-unes sont parfois presque cylindriques.

Dans certains cas, on trouve une forme à cellules cylindriques longues, d'un diamètre très restreint, et qui présente fort peu de fructifications.

Afin de bien connaître les variations de cette espèce, il faudrait une plus grande abondance de matériaux. Il y a peut-être ici plusieurs espèces différentes, que l'on ne pourra déterminer d'une façon définitive que par l'examen d'un grand nombre d'exemplaires, qu'il serait désirable de voir en vie.

Sur un échantillon provenant de Sumatra j'ai trouvé des fructifications pédicellées.

Jusqu'ici, cette forme n'était connue qu'en Europe; sa présence aux Indes fait supposer qu'on la retrouvera dans d'autres régions encore <sup>1)</sup>.

#### 8. *Trentepohlia procumbens* De Wildeman.

Tr. stratis decumbentibus, rufus; filamentis torulosis, ramosis; cellulis vegetativis globoso-ellipticis 9—12  $\mu$  latis; aequalibus rarius duplo longioribus, membrana fusca; zoogonidangiis terminalibusque, rotundatis 14—17  $\mu$  latis.

Hab. in cortice arborum (*Melaleuca leucodendron*).

Java: Buitenzorg.

Pl. XIX, fig. 4—8.

Cette espèce, qui m'a paru nouvelle, n'a été trouvée que sur une seule écorce provenant du Jardin botanique de Buitenzorg, où il croissait sur l'écorce d'un *Melaleuca*. Cette algue forme à l'état sec, de petites tâches d'un jaune brun qui se détachent sur la couleur blanchâtre de l'écorce; elle est composée de fila-

1) Dans un récent envoi de plantes de Costa-Rica, je viens de trouver de beaux échantillons de la même espèce.

ments plus ou moins toruleux, ramifiés irrégulièrement. Les gamétanges n'ont rien de remarquable. Cette plante paraît très variable. Elle devra être étudiée sur des matériaux plus abondants avant que l'on puisse lui donner une description complète.

9. *Trentepohlia lagenifera* (Hildebrandt) Wille; *De-Toni Sylloge algarum*, vol. I, p. 238.

Stratis late longeque expansis, aut viride flavis aut auran-tiaco-opacis; filamentis ramosis, forma et crassitie quam maxime variis; cellulis vegetativis variis, irregulariter rotundatis, ovalis, ellipsoideis 7—10  $\mu$  latis, diametro aequalibus, duplo quadrup-love longioribus; zoogonidangiis subglobosis, vel sublagenifor-mibus 9—24  $\mu$  latis.

Hab. in cortice arborum.

Sumatra: Singkarah.

Célèbes: Loka (Bonthain).

Java: Buitenzorg.

Saleyser.

La plante que je viens de décrire sous le nom de *Tr. lagenifera* se rapproche beaucoup de certaines formes européennes rapportées à ce type. Comme le montre la description, les caractères spécifiques sont très-variables. Tout ce que les auteurs ont compris jusqu'à ce jour sous le nom de *T. lagenifera* pourrait bien constituer un ensemble de formes diverses que l'on sera forcé de séparer; mais les matériaux que j'ai pu examiner ne se trouvent pas en nombre suffisant ni dans un état convenable pour trancher la difficulté. L'on pourrait même jusqu'à un certain point rapprocher ces formes des Indes de l'espèce citée plus haut *T. procumbens*.

Les genres de fructifications que j'ai observées sont nombreux: les zoosporanges passent par tous les états de la forme ronde à celle plus ou moins en bouteille, cette dernière beaucoup moins accentuée que dans certains échantillons européens. Dans quelques exemplaires, j'ai également trouvé des gamétanges pédi-cellés. Quant à la couleur de la membrane cellulaire, elle est,

de même que l'aspect microscopique, très-variable; cette variation est peut-être due à la dessiccation.

10. *Trentepohlia torulosa* De Wildeman; De-Toni *Sylloge algarum*, vol. I, p. 245.

Tr. strato tenui, pulvinato, siccatis sordide virescente, flavesciente, filamentis torulosis, ramosis 14—20  $\mu$  latis, irregularibus; cellulis vegetativis irregularibus plerumque ovatis, centro valde inflatis diametro aequalibus vel duplo longioribus, membrana crassa; zoogonidangiis intercalaris, cellulis vegetativis subconformibus, vel (in f. Saleyer) pedicellatis e cellula sublageni, uncinata sustentis; circiter 24  $\mu$  latis.

Hab. in cortice arborum.

Sumatra: Aser mantjur, Fort de Kock.

Saleyser.

Pl. XIX, fig. 9—14, 18.

Cette espèce, que j'ai décrite pour la première fois dans le Bulletin de la Société de botanique de Belgique <sup>1)</sup>, sur des échantillons provenant du Chili et de l'Australie, m'a paru très-caractéristique. Les formes de Sumatra et de Saleyer sont très bien développées. Cette algue est composée de filaments fortement rameux, à cellules ovalaires, à membrane épaisse et souvent comme chagrinée. La ramification est très irrégulière. Les zoosporanges que j'ai observés dans les récoltes faites à Sumatra, sont intercalaires, mais dans la forme que j'ai trouvée sur une écorce récoltée à Saleyer, j'ai remarqué également des fructifications pédicellées.

Je dois faire remarquer ici l'erreur qui s'est glissée dans le Sylloge algarum de M. De-Toni. L'observation ayant rapport à cette espèce n'est pas complète; à l'habitation chilienne, il faut ajouter celle de l'Australie. La présence de cette algue en Australie et aux Indes Néerlandaises s'explique assez facilement.

---

1) Sur quelques espèces du genre *Trentepohlia* in *Bull. Soc. bot. Belgique* 1888, 2<sup>e</sup> partie, p. 181.

Sa présence au Chili doit nous faire supposer une dispersion s'étendant à la plupart des régions tropicales.

11. *Trentepohlia monile* De Wildeman; De-Toni *Sylloge algarum*, vol. I, p. 246 <sup>1)</sup>.

Caespitulis gregariis, minuta ramosa, siccatis rufo-flavescentibus, filamentis torulosis 14—23  $\mu$  latis; cellulis vegetativis diametro 1—2 plo longioribus; irregulariter ovatis, membrana tenuis, laevis; zoogonidangiis non visis.

Hab. in cortice arborum.

Java: Buitenzorg.

Pl. XIX, fig. 15—17.

J'ai créé cette espèce pour une forme très caractéristique provenant du Chili. Elle se trouve abondamment représentée dans les récoltes de Madame Weber—van Bosse, mais tous les échantillons proviennent du Jardin botanique de Buitenzorg où ils croissaient sur différents arbres. La forme des cellules caractérise assez facilement cette espèce; elles sont oblongues, rétrécies à leurs extrémités, c'est-à-dire à leur point de jonction avec les autres cellules, où elles n'ont quelquefois que le  $\frac{1}{3}$  de la largeur prise au centre. La membrane présente une teinte brune assez accusée; elle est mince et lisse. Au point de vue de la ramification, le *T. monile* se rapproche beaucoup du *T. torulosa*, mais les caractères cités le différencient immédiatement; ce dernier se rapproche d'ailleurs du *T. umbrina* (Kützling) Bornet, avec lequel il formerait une sous-section, tandis que le premier devrait se placer dans une sous-section toute différente.

Je n'ai pas été plus heureux que lorsque j'ai examiné la première fois cette espèce: je n'ai pu trouver de gamétanges.

Il est nécessaire de faire ici la même observation que celle que j'ai faite pour l'espèce précédente à propos de l'habitat signalé par M. De-Toni dans le Sylloge; elle n'avait été signalée

1) Décrit par erreur sous le nom de *T. monilia*.

qu'au Chili d'après un échantillon de Poepig que j'ai trouvé dans l'herbier de Martius (Jardin botanique de l'État, Bruxelles) et non au Chili et en Australie: ces deux habitations doivent se rapporter au *T. torulosa* De Wild.

## 12. *Trentepohlia umbrina*? (Kützing) Bornet.

C'est avec doute que je rapporte à cette espèce une forme récoltée à Singkarak (Sumatra). Elle possède des cellules arrondies, irrégulières dont le diamètre varie de 9—17  $\mu$ ; celles du type variant de 16—27  $\mu$ . En tout cas l'échantillon n'est pas dans un état à permettre une étude complète.

## EXPLICATION DES PLANCHES.

(Toutes les figures, sauf celles qui ont une indication spéciale, sont dessinées au même grossissement 210 diam. environ et sont donc comparables).

### Pl. XVII.

#### *Trentepohlia aurea*.

**Fig. 1—5.** Rameaux portant des gamétanges de différentes formes.

**Fig. 6.** Fragment du thalle montrant la ramification à angle droit.

#### *Trentepohlia polycarpa*.

**Fig. 7.** Ramification anormale.

**Fig. 9.** Vue d'ensemble, sous un faible grossissement, d'une portion du thalle de l'algue.

**Fig. 8—13.** Différents aspects que présentent les glomérules de gamétanges.

**Fig. 14.** Cellule terminale d'un filament considérablement allongée et renflée.

#### *Trentepohlia villosa*.

**Fig. 16.** Portion du thalle, sous un faible grossissement.

**Fig. 15.** Fructification pédicellée.

**Fig. 17.** Ramification anormale.

**Fig. 18.** Gamétange séparé de son pédicelle.

**Fig. 19.** Cellule terminale d'un filament, considérablement allongée et renflée.

### Planche XVIII.

#### *Trentepohlia plejocarpa*.

**Fig. 1—2.** Fructifications pédicellées; dans la forme figure 2, il n'y a exceptionnellement qu'un seul pédicelle recourbé portant un seul gamétange.

**Fig. 3.** Ramification.



*Trentepohlia Bossei.*

Fig. 4. Portion du thalle vue sous un faible grossissement.

Fig. 5—6 et 10—11. Filaments fructifères portant des fructifications pédi-cellées.

Fig. 7—9. Cellules support des gamétanges ayant fourni une nouvelle ramification par prolifération.

Fig. 12—13. Filament montrant de distance en distance des cellules renflées, qui étaient destinées à devenir le support de zoosporanges, mais dont le développement s'est arrêté et qui se sont prolifiées.

*Trentepohlia luteo-fusca.*

Fig. 14. Filament terminé par un gamétange.

Fig. 15—16. Ramification; la fig. 16 représente un filament basilaire.

*Trentepohlia abietina.*

Pl. XVIII. fig. 17—21. Pl. XIX. fig. 1—2. Filaments à gamétanges latéraux, terminaux et intercalaires enz.

Pl. XIX. fig. 3. Cellule plus considérablement grossie, montrant la forte membrane qui sépare deux cellules voisines.

Obs. Dans la nature, les cellules sont peut-être un peu plus cylindriques que ne le montre le dessin; cette espèce forme une véritable transition entre les deux sous-groupes du genre.

## Planche XIX.

*Trentepohlia procumbens.*

Fig. 4. Filament ramifié.

Fig. 5—7. Fragments de filaments portant des zoosporanges.

Fig. 8. Cellule plus considérablement grossie, montrant la forte membrane qui sépare deux cellules voisines.

*Trentepohlia torulosa.*

Fig. 9, 13—14, 18. Filaments du thalle, montrant en *a* les cellules terminales, en *z* des zoosporanges; la fig. 13 montre en *b* une cellule à membrane chagrinée telles qu'elles se présentent généralement.

*Trentepohlia monile.*

Fig. 15—17. Fragments de thalle.















# PHYSIOLOGISCHE STUDIEN UEBER DIE SAMEN, INSBESONDERE DIE SAUGORGANE DERSELBEN

VON

A. TSCHIRCH.

---

Mit nachfolgenden Mittheilungen kommt eine Reihe von Untersuchungen zu vorläufigem Abschluss, die im Laufe der letzten Jahre theils von mir selbst, theils von mehreren meiner Schüler angestellt wurden, Arbeiten die unter einander in mehr oder weniger innigem Zusammenhange stehen und die sämmtlich das Ziel verfolgen über die physiologischen Vorgänge, besonders bei der Keimung der Samen, weiteren Aufschluss zu gewähren.

Während wir über den *anatomischen Bau der Samen* verhältnissmässig gut unterrichtet sind und sowohl durch eine grosse Zahl von Specialarbeiten, wie auch durch grössere, zusammenfassende Werke ausreichend genug hierüber orientirt wurden, und die Literatur über die *Morphologie* der Samen und die Keimung einen gewaltigen Umfang besitzt, sind *physiologische* Studien über den Samen und seine Keimung immer noch relativ selten veröffentlicht worden. Es erschien mir daher wünschenswerth einige der schwebenden Fragen an der Hand des Experimentes ihrer Lösung näher zu führen.

## 1.

Der so merkwürdige und viel beschriebene Bau der sog. Hartschicht oder Sclereïdenschicht der *Samenschalen* lud zunächst zu einer näheren Untersuchung ein, doch erwies sich der Stoff spröder als man erwarten sollte und ich bin seither — die Studien sind freilich noch nicht abgeschlossen — nicht viel über den Satz hinausgekommen, den ich bereits früher <sup>1)</sup> aussprach, dass nämlich die meisten Samenschalen „ein vollständiges *System* von Festigungseinrichtungen besitzen“. Die ganze Structur der Samenschale deutet darauf, dass es bei dem auf die Samenreife nothwendig folgenden Austrocknen der Samen nicht allein, ja nicht einmal vornehmlich, auf die Erhaltung des Samenquerschnittes ankommt, sondern dass vielmehr die Festigkeit der Samenschale gegen Zerreißen — beim abwechselnden Austrocknen und Befeuchten und beim Zusammenziehen des Bodens — für den ruhenden Samen in erster Linie wichtig ist, da die Samenschale ausschliesslich die Function besitzt, den Samen gegen äussere Verletzung und gegen das Eindringen von pflanzlichen und thierischen Parasiten zu schützen. Dieser Function wird, abgesehen von einer starken Verdickung der Zellen, durch mannigfaltige Lagerung der Elemente (Stereïden und Sclereïden) in den verschiedenen Schichten entsprechen — so zwar, dass häufig die eine der Schichten als Anpassung an radialen Druck, die andere für Herstellung der nöthigen Biegefestigkeit und eine dritte durch durcheinander geflochtene und mit ihren Ausbuchtungen in einander greifende Zellen zur Herstellung der genügenden Festigkeit gegenüber in tangentialer Richtung einwirkenden, zerreisenden Kräften dient.

Dies System von Festigungseinrichtungen ermöglicht es vermöge der vielseitigen Anordnung der Zellen, dass die Umhüllungen der Reservestoffbehälter in ausreichender Weise den beim Austrocknen der Samen und dem Druck und Schub der

---

1) Pringsheim's Jahrbücher XVI. P. 312.

drückenden, biegenden und schiebenden umgebenden Erdmasse, auf sie einwirkenden Kräften wirkungsvoll begegnen können.

Versuche über die Grösse des Druckes, den Sclereiden- Palisaden-Schichten auszuhalten im Stande sind zeigten zwar, dass dieselbe eine unerwartet hohe ist, allein zu allgemeineren Resultaten bin ich doch nicht gelangt, da die beobachteten Werthe sehr wechselnde waren.

Dagegen hat die Untersuchung der *Schleimepidermis* <sup>1)</sup> zahlreicher Samenschalen positive Anhaltspuncte ergeben. Gelegentlich der Untersuchung der Entwicklungsgeschichte dieser Schleimepidermen bin ich auch der Frage nach ihrer Bedeutung für den Samen näher getreten. Die am meisten verbreitete Anschauung war seither die, dass die Schleimepidermen Wasserreservoir darstellen und so „zur Sicherung des Keimungsprocesses“ beitragen. Versuche die ich in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Lüdtke anstellte <sup>2)</sup> haben jedoch gezeigt, dass die oberflächlichen Schleimschichten bei den Samen vornehmlich den Zweck haben, dieselben bei der Keimung im Boden zu befestigen, gewissermassen festzukleben. Wenn man gleiche Mengen von Leinsamen in einen Falle, nachdem dieselben durch Schütteln mit Glasperlen in Wasser vom Schleime befreit wurden, im anderen ohne vorher in dieser Weise behandelt zu sein, aussät, so vermögen nur die mit der Schleimepidermis versehenen Samen normal zu keimen; die Wurzeln der anderen zeigen zahlreiche krankhafte Nutationen auf der Boden-Oberfläche, sie vermögen nicht oder nur sehr schwer in dieselbe einzudringen und werfen bei den Versuchen dies zu thun den Samen hin und her.

Ausser der Sclereiden- oder Hartschichte und den eben genannten Schleimepidermen war es nun namentlich *die dritte Schicht der Samenschale*, die mich beschäftigt hat. Gewöhnlich pflegt die Hartschichte zu äusserst zu liegen, dann eine Pig-

---

1) Mit diesem Namen habe ich die schleimführenden Epidermen belegt, vergl. Angew. Pflanzenanatomie S. 204.

2) Pringsheim's Jahrbücher XXI S. 47. Dort sind die Details der Untersuchungen mitgetheilt.



mentschicht zu folgen und an diese eine Zone zu grenzen, deren Zellen todt und zusammengefallen sind. Es war mir schon früher aufgefallen, dass während die erstgenannten Schichten dann und wann fehlen diese dritte Zone so gut wie immer angetroffen wird und ich habe denn auch bei näherer Untersuchung gefunden, dass dieselbe eine ganz bestimmte Function besitzt. Ich äusserte mich über dieselbe folgendermassen<sup>1)</sup>: „Wenn man Samen anatomisch untersucht, so findet man fast regelmässig eine Zone, die in den Lehrbüchern als „collabirt“ „obliterirt“ oder dergl. beschrieben wird. Diese Zone obliterirter Zellen ist aber nur im reifen Samen in diesem Zustande vorhanden, im unreifen Samen sind die Zellen ganz normal ausgebildet, führen reichlich Wasser, Stärke, ja sogar Chlorophyll-Körner. Diese Schicht, der ich den Namen „Wassergewebe“ oder, da sie im unreifen Samen stets transitorische Stärke führt den Namen „*Nährschicht*“ gegeben habe, dient dazu, den reifenden Samen mit Wasser und Nährstoffen zu versorgen und seine völlige Entwicklung zu sichern. Sobald der Same reif geworden ist, fällt diese Schicht für gewöhnlich so stark zusammen, dass — wie beim Keratenchym — die Zelllumina nur als zarte Linien noch erkennbar sind. Bei *Lupinus luteus*, wo ich ihr Verhalten beim Reifen genau verfolgt habe, sinkt in Folge dessen die Dicke der Samenschale beim Reifen des Samens auf die Hälfte herab.“

Diese „*Nährschicht*“, die also in die Reihe der „transitorischen Reservebehälter“ gehört, habe ich nun bezüglich ihrer Verbreitung und ihres physiologischen Verhaltens durch einen meiner Schüler, Herrn Dr. Holfert näher untersuchen lassen<sup>2)</sup>. Die sehr ausgedehnten Untersuchungen haben ergeben, dass die *Nährschicht stets vorhanden ist* und auch in der weitaus überwiegenden Zahl der Fälle obliterirt, meist eine, selten zwei gesonderte Schichten bildet und erst nachdem sie die in ihr aufgehäuften transitorischen Reservestoffe (bes. die Stärke) und das Wasser

---

1) Angewandte Pflanzenanatomie S. 459.

2) Die Nährschicht der Samenschalen Flora. 1890. Dort die Details.

an die übrigen Schichten, bes. die Hartschichte, für deren Aufbau hergegeben, allmählich obliterirt. Wie Messungen zeigen ist dies Zusammenfallen der völlig entleerten Zellen in den ersten Stadien des Reifens der Samen die Folge eines Druckes von Innen her, von Seiten des sich vergrößernden reifenden Samenkerns, während die schliessliche völlige Obliteration durch die sich beim Austrocknen zusammenziehende Hartschichte des Samens bewirkt wird. Niemals tritt Obliteration in den Buchten, an den Schmalseiten, an den Flügeln geflügelter Samen ein, da sich in diese der Druck nicht fortpflanzen kann. Stets erfolgt die Obliteration der übrigen fast ausnahmslos parenchymatischen Zellen der Nährschicht von Innen her.

An diese drei, die Physiologie der *Samenschale* behandelnden Untersuchungen, an die sich als vierte die weiter unten ausführlicher zu erörternden Studien über die pfropfartigen Verschlüsse bei monocotylishen Samen anschliessen, knüpfte ich nun eine zweite Reihe von Untersuchungen, die die Physiologie des *Samenkerns* behandeln.

Schon früher hatte ich mich mit den *Reservestoffen* der Samen eingehender beschäftigt, so die Stärke <sup>1)</sup>, das Amylodextrin <sup>2)</sup>, die übrigen Kohlehydrate <sup>3)</sup> und das Aleuron <sup>4)</sup>, freilich zunächst mehr vom morphologisch-anatomischen Gesichtspuncte aus studirt. Es schien mir daher von Wichtigkeit nun auch die physiologische Seite etwas näher in's Auge zu fassen. Herr Dr. Lüdtkke, ein anderer meiner Schüler, der meine Studien über das Aleuron weiter fortgesetzt hatte, ist nun auch in seinen Untersuchungen <sup>5)</sup> der Frage näher getreten, wie sich das Aleuron bei der Entwicklung des Samens und bei der Keimung verhält, besonders wenn letztere durch wiederholtes Befechten und Wiedereintrocknen unterbrochen wird.

---

1) Archiv der Pharmac. 1884. 1885 und Encyclopädie der gesammten Pharmacie Bd. I. vergl. auch Angewandte Pflanzenanatomie: Reservestoffe.

2) Ber. d. deutsch. botan. Ges. VI. S. 138.

3) Angewandte Pflanzenanatomie S. 455.

4) Angewandte Pflanzenanatomie S. 41.

5) Pringsheim's Jahrbücher XXI Heft. 1.

Das Ergebniss dieser Studien lässt sich in folgende Sätze zusammenfassen: Durch Einquellen der ruhenden Samen in Wasser kann höchstens nur eine Lösung der Grundsubstanz der in den Randpartien des Samenkerns gelegenen Aleuronkörner bewirkt werden, Kristalloide, Globoide und Kristalle werden durch Einquellen niemals gelöst. Die Lösung der Globoide und Kristalloide ist ein Effect der Keimthätigkeit und fällt zusammen mit den Anzeichen der ersten Regungen der Lebensthätigkeit des Keimlings. Die in Bildung oder Auflösung begriffenen Kristalloide können durch wasserentziehende Mittel nicht auf ihre normale Gestalt gebracht werden. Hierdurch war es also sicher gestellt, dass ein wiederholtes Einquellen und Austrocknen der Samen keinen wesentlichen, fördernden oder verzögernden Einfluss auf die Keimthätigkeit ausübt, wenn nur während der Procedur das Eintreten der Keimung selbst verhindert wird. Zugleich war durch diese Studien der Irrthum widerlegt, dass Bildung und Auflösung der Aleuronkörner rein physikalisch-mechanische, der Entstehung und Lösung von Kristallen vergleichbare Processe seien und gezeigt, dass beides nur in der lebenden Zelle und unter bestimmten Bedingungen mögliche Vorgänge sind.

Ich war schon früher, gelegentlich rein anatomischer Studien darauf aufmerksam geworden, dass sich *Zellkerne* in den ruhenden Endospermzellen ausnahmslos nachweisen lassen und auch den ruhenden Embryonenzellen, wenn diese, bei fehlendem Nährgewebe, die Speicherung übernehmen, niemals fehlen. Diesen Zellkernen scheint nun, wie mich neuere Beobachtungen lehren, nicht nur bei der Bildung der Reservebehälter-Zellen und der Speicherung der Reservestoffe in ihnen eine entscheidende Rolle zuzufallen, sondern an ihr Vorhandensein und von ihnen ausgehende Impulse ist auch offenbar die Lösung der Reservestoffe bei eintretender Keimung geknüpft, sie sind die Träger der „Lebensthätigkeit“ des Samens von der oben die Rede war. Denn erstlich findet man nicht selten Zellen mit abgestorbenen Kernen, deren Inhalt sich gar nicht oder nur sehr langsam löst und sodann kann man überall beobachten, dass der Zellkern bei der Entleerung der Reservebehälter-Zelle bis zu

allerletzt ausharrt und später wie alle anderen Zellinhaltsbestandtheile gelöst wird. Dies kann man nicht nur bei der Entleerung der Reservestoffbehälter, sondern auch bei der oben erwähnten Nährschicht der Samenschalen leicht feststellen. Daraus scheint mir nun hervorzugehen, dass die Lösung der Reservestoffe bei der Keimung kein rein physikalisch-chemischer Process ist und auch offenbar nicht so einfach verläuft, als wir ihn uns gewöhnlich vorstellen, sondern nicht nur angeregt, sondern auch durchgeführt wird von Umständen, die mit dem Leben des Zellkerns zusammenhängen. Nun ist ja freilich das was wir Lebensthätigkeit nennen ebenfalls nichts anderes als eine Summe chemischer und physikalischer Processe, aber dieser summarische Process ist in seinem Verlaufe so complicirt und im Einzelnen noch so verschleiert, dass wir ihn unmöglich neben die anderen uns bekannten physikalischen und chemischen Processe setzen können, wenn er auch nur quantitativ, nicht qualitativ davon verschieden ist.

Schon gelegentlich der Studien über die Aleuronkörner hatte ich meine Aufmerksamkeit auch auf die in denselben so häufigen Einschlüsse von *Calkoxalatkrystallen und deren Schicksal bei der Keimung* gerichtet und in einigen Fällen nachweisen können <sup>1)</sup>, dass dieselben bei der Keimung ebenfalls gelöst werden. Diese Beobachtung hat dadurch eine Erweiterung erfahren, dass sich auch bei den in der Nährschicht der Samenschalen auftretenden Calkoxalatkrystallen gelegentlich der Entleerung der Nährschicht eine allmähliche, mit Corrosion beginnende, Auflösung nachweisen liess, sodass wir also gezwungen sind anzunehmen, dass das in den Samen aufgespeicherte Calciumoxalat mit unter die Reservestoffe zu zählen ist.

Überhaupt erwies sich das *chemisch-physiologische Studium* der Speichergewebe, *des Endosperms und Perisperms*, als äusserst interessant und fruchtbringend, und ich habe ihm daher besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

---

1) Sitzungsber. d. Ges. naturforschender Freunde 1887. S. 51.



Wenn die oberflächlichen Schleimauflagerungen der Samen als Wasserspeicher nicht zu betrachten waren, so war es auch fraglich geworden, ob die sogenannten „inneren Quellschichten“ wasserspeichernde Gewebe sind. Die anatomische Untersuchung lehrte, dass alle Schleimablagerungen im Innern der Samen stets im Endosperm erfolgen <sup>1)</sup> und es liess sich nunmehr unschwer durch Keimungsversuche mit verschiedenen Leguminosensamen die einer meiner Schüler, Herr Dr. Nadelmann, anstellte <sup>2)</sup> nachweisen, dass auch dieser „Membranschleim“ nichts anderes als ein Reservestoff ist, der als solcher bei der Keimung unter ganz ähnlichen Begleiterscheinungen aufgelöst wird, wie dies bei der Reservecellulose z. B. der Palmenendosperme bekannt ist und wie wir es auch für die secundären (Cellulose und Amyloid-) Membranauflagerungen der Cotyledonenzellen einiger Leguminosensamen nachweisen konnten. Sowohl mit der Lösung der secundären Wandverdickungen in den Endospermzellen, als auch der in den Cotyledonenzellen hält das Auftreten von transitorischer Stärke in den bei der Keimung sich entwickelnden Cotyledonenzellen, die vorher der Regel nach stärkefrei waren, gleichen Schritt. Bei denjenigen Samen, die mächtige Schleimendosperme oder secundäre Wandverdickungen in den Zellen der Cotyledonen besitzen, treten überhaupt andere Reservestoffe, besonders Stärke, nur in geringen Mengen auf oder fehlen ganz.

Die vorstehenden Untersuchungen zeigen also, dass man auf dem Wege des Experimentes zu ganz anderen Vorstellungen über die Bedeutung der inneren Schleimschichten gelangt, als bisher gang und gäbe.

Viel schwieriger dem Experimente zugänglich ist dagegen die Frage nach den *Leitungsbahnen der gelösten Reservestoffe* in Endosperm und Perisperm. Hier sind wir fast ausschliesslich auf ein rein anatomisches Studium angewiesen. Vergleichend-anatomische Studien, denen ein anderer meiner Schüler, Herr Dr. Hirsch, im Rahmen der oben skizzirten Fragestellung sich

---

1) Angewandte Pflanzenanatomie S. 753.

2) Ueber die Schleimendosperme der Leguminosen. Pringsheim's Jahrbücher, XXI, Heft 4.



auf meinen Vorschlag gewidmet hat<sup>1)</sup> konnten wenigstens einiges herausbringen. Es zeigte sich nämlich, dass auch der anatomische Bau der Speichergewebe (Endosperm und Perisperm) in ernährungsphysiologischen Beziehungen zum Embryo steht, dass z. B. bei grösseren Samen mit kleinem, mehr oder weniger central gelegenen Embryo im Bau des Speichergewebes meist eine gegen den Embryo hin strahlige oder bogenförmige Anordnung der Albumenzellreihen und eine mehr oder weniger deutliche radiale Streckung dieser Zellen zum Embryo hin hervortritt. Durch diese Streckung werden offenbar die Bahnen angedeutet, in welchen die bei der Keimung aufgelösten Stoffe zum Embryo hinwandern. Meist findet sich in diesen Samen auch ein Spalt oder es wird ein solcher bei der Keimung gebildet, gegen welchen sich gleichfalls dieselbe Anordnung und Streckung der Speichergewebezellen markirt und welcher dazu dient, die heranwachsenden Cotyledonen aufzunehmen und diese so viel als möglich mit dem Albumen in Berührung zu bringen, um die Stoffaufnahme zu beschleunigen und zu erleichtern. Nur bei sehr kleinen Samen und solchen, deren Embryo das Speichergewebe spiralig durchsetzt, ist — da überflüssig — eine derartige radiale Streckung der Albumenzellreihen nicht zu beobachten. Dagegen findet man ausnahmslos der Gewebe um den Embryo, welches die Grenzschicht des Endosperms gegen diesen hin bildet, und dem wir, weil es beim Keimen stark aufquillt und sich dicht an die, die Stoffe aufnehmende, Epidermis des Embryo's anlegt, den Namen „*Quellgewebe*“ beigelegt haben, aufgelockert, die Zellen mehr oder weniger leer. Dies Quellgewebe wirkt wie ein Saugorgan.

Die bisher aufgeführten Arbeiten betreffen vorwiegend das *specifische Speichergewebe*, Endosperm bez. Perisperm. Aber auch dem *Keimlinge* habe ich meine Aufmerksamkeit zugewendet und gerade die Studien, über die ich hier eingehender berichten will, betreffen diesen.

---

1) Untersuchungen über die Frage: Welche Einrichtungen bestehen behufs Ueberführung der in dem Speichergewebe der Samen niedergelegten Reservestoffe in den Embryo bei der Keimung. Dissertation. Erlangen 1890.

Bevor ich auf dieselben eingehe möchte ich jedoch noch einer Versuchsreihe gedenken, die ich in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Bredow <sup>1)</sup> angestellt habe und die den Zweck hatte, das Auftreten und Verschwinden von Chlorophyll in den Keimlingen zu verfolgen. Besonders auffallend verhält sich in dieser Beziehung *Lupinus* <sup>2)</sup>. „Hier sind die Cotyledonen anfangs farblos, je weiter der Samen reift um so tiefer färben sie sich grün, indem zahlreiche kleine scheibenförmige Chloroplasten durch Theilung vorhandener farbloser Chromatophoren (Leukoplasten) in den Zellen auftreten. Sobald der Same jedoch seine völlige Reife erlangt hat, die Flecke auf der Oberfläche auftreten und die Nährschicht der Samenschale collabirt ist, ist der Farbstoff aus den Chloroplasten wieder verschwunden und es sind Aleuronkörner in den Zellen entstanden. Lässt man nun den Samen keimen, so ergrünen die Cotyledonen, die Schale durchbrechend, rasch von Neuem, in den farblosen Chromatophoren (Leucoplasten) entsteht wiederum der Chlorophyllfarbstoff.“

Diesen Process des Auftretens und Verschwindens und Wiederauftretens und Wiederverschwindens des Chlorophyllfarbstoffes hat nun Herr Dr. Bredow an der Hand meiner Methode zur quantitativen Bestimmung des Chlorophyll's <sup>3)</sup>, deren Brauchbarkeit ein anderer meiner Schüler, Herr Dr. Busch, an einer grossen Zahl von Beispielen erprobt hatte <sup>4)</sup>, verfolgt und gefunden, dass das Maximum der Chlorophyllgehaltes etwa im mittelreifen Samen, das Minimum in dem trockenreifen Samen erreicht wird, dass beim Keimen langsam der Gehalt wieder steigt bis die Cotyledonen entfaltet sind und dann wieder sehr langsam bis zum Abfallen derselben abnimmt. Selbst die gelben, trockenreifen Samen enthalten aber noch stets, allerdings äusserst geringe Spuren des Farbstoffes, Spuren, die nur bei Benutzung meines Apparates <sup>5)</sup> überhaupt noch nachzuweisen waren. Chromato-

---

1) Die Untersuchungen Bredow's werden demnächst in Pringsheims' Jahrbüchern veröffentlicht.

2) Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie. S. 54.

3) Ber. d. deutsch. botan. Ges. 1887. S. 132.

4) Ber. d. deutsch. botan. Ges. 1889. S. (30).

5) Angewandte Pflanzenanatomie. S. 17.

phoren (Leukoplasten) liessen sich jedoch auch in diesem Stadium ohne Schwierigkeit nachweisen. Dies Beispiel ist desshalb von besonderem Interesse, weil es zeigt, welche Wandlungen die Inhaltsstoffe der Cotyledonen bei wechselnder Function erfahren: zunächst Assimilationsorgane werden sie bei zunehmender Reife zu Reservestoffbehältern, um bei der Keimung nach erfolgter Auflösung des Aleurons wiederum als Assimilationsorgane zu dienen.

## 2.

Schon bei den im Vorstehenden kurz skizzirten Studien über *Samenschale*, *Speichergewebe* und *Keimung* hatte ich mich häufig zur Lösung der betr. Fragen des Experimentes der *Keimung* bedient, deren Verlauf ja in der That die besten Anhaltspunkte zur Beurtheilung der Bedeutung der einzelnen Gewebe und Inhaltsstoffe des Samens darbietet. *Das Studium der Physiologie und Biologie der Keimung* selbst habe ich jedoch auch zum Gegenstande einer besonderen Untersuchung gemacht, die ich im botanischen Laboratorium des Buitenzorger botanischen Gartens begonnen und später in Berlin und Bern fortgesetzt bez. zu Ende geführt habe. Der Verlauf der *Keimung tropischer Samen* ist so gut wie gar nicht bekannt, das was davon beschrieben wurde, entstammt gelegentlichen Beobachtungen, experimentell ist man der Sache nicht näher getreten. Dank der Unterstützung der Königl. Akademie der Wissenschaften in Berlin und der Munificenz des Leiters des genannten Gartens war ich im Stande eine Reihe von Beobachtungen zu sammeln, von denen sich wenigstens einige schon jetzt unter allgemeineren Gesichtspunkten zusammenfassen lassen. Auf andere muss ich später gelegentlich zurückkommen. So sollen hier u. and. die Beobachtungen über die Keimung tropischer Dicotylensamen zunächst ganz ausgeschaltet werden. Ich war in der Lage die Keimungsgeschichte von zahlreichen *Cuesalpinaceen*, *Papilionaceen*, *Dipterocarpeen*, *Sterculiaceen*, *Sapindaceen*, *Artocarpeen*, *Styraceen*, *Dilleniaceen*, *Meliaceen*, *Burseraceen*, *Apocynen*, *Sapotaceen* und ganz besonders die sehr interessante der

*Myristicaceen* zu verfolgen. Es war mir aber auch möglich das von mir seiner Zeit als wahrscheinlich vorausgesagte Vorkommen von Amylodextrin in den Arillen für eine grössere Anzahl von Fällen nachzuweisen, das so merkwürdige Auftreten von Secreten in den Reservebehältern der Samen entwicklungsgeschichtlich zu verfolgen und den alten Irrthum, dass Körper aus der Klasse der Gerbstoffe niemals in Samenkerne vorkämen, zu beseitigen. Es hat sich dabei herausgestellt, dass Gerbstoffe sogar ein sehr häufiger Bestandtheil der Samenkerne sind und in dem feucht-warmen Klima der Tropen, in dem alles, was sich von der lebenden Pflanze loslöst, ausserordentlich schnell der Fäulniss anheimfällt, sogar sehr wesentlich zur Erhaltung der Samen bis zu erfolgter Keimung und zur Sicherung dieser in den ersten Stadien beitragen.

Doch über diese Verhältnisse soll an dieser Stelle nicht berichtet werden. Ich will vielmehr aus der Fülle der Erscheinungen, die das Studium der Keimungsverhältnisse darbietet, einen Fall herausgreifen, der zu den interessanteren gehört und mich zu vergleichenden Studien angeregt hat, nämlich *die Saugorgane der Monocotyledonensamen*.

Wir wissen von einer ganzen Anzahl von Familien der Monocotylen, dass dieselben Saugorgane besitzen, die bei der Keimung dazu dienen, die in den specifischen Speichergeweben, dem Endosperm bez. Perisperm aufgehäuften Reservestoffe dem Keimling zuzuführen. Diese Saugorgane, auf deren physiologische Bedeutung zuerst Sachs in seinen vorbildlichen Arbeiten *Ueber die Keimung der Dattel, der Zwiebel und des Weizen* <sup>1)</sup> hingewiesen hat, liegen entweder im Innern des Albumens, wie bei den Palmen, oder sind dem specifischen Nährgewebe seitlich angelagert, wie das Scutellum der Grassamen.

Es war mir nun im höchsten Maasse wahrscheinlich, dass sich derartige Saugorgane bei allen den Familien der Monocotylen würden nachweisen lassen, deren Samen Endosperm bez. Perisperm

---

1) Zur Keimungsgeschichte der Gräser. Botan. Zeit. 1862. Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Botan. Zeit. 1862. Uebrigens deutet bereits Mohl (in Martius histor. natur. palmar. S. 136) das Saugorgan der Palmen richtig.



*enthalten*, und habe ich daraufhin zunächst eine Anzahl tropischer Monocotylenfamilien untersucht, deren Keimung bisher nicht studirt worden war und auch nicht studirt werden konnte, da die Samen rasch ihre Keimkraft verlieren: nämlich die *Scitamineengruppe*, die *Zingiberaceen*, *Marantaceen*, *Musaceen* und *Cannaceen*. Auf Grund der bei dieser Gruppe gewonnenen Resultate war ich dann in der Lage die Verhältnisse auch für die übrigen Familien festzustellen.

In den bisherigen Uebersichten der Pflanzen mit Saugorganen bei Klebs <sup>1)</sup>, Ebeling <sup>2)</sup> und and. und auch in den Specialdarstellungen der Familien dieser Gruppe, z. B. in Engler und Prantl's Pflanzenfamilien wird eines Saugorganes nicht Erwähnung gethan. Nichtdestoweniger kommt allen von mir untersuchten Vertretern dieser Familien ein solches zu.

Aber auch noch eines anderen Umstandes muss ich, bevor ich in die Specialdarstellung eintrete, gedenken. Die Samen dieser Familie sind nämlich noch mit einer anderen Einrichtung zur Sicherung und Erleichterung der Keimung versehen, die von Interesse ist. Sie zeigen nämlich an der Stelle, wo der Keimling an die Samenschale herantritt, die zugleich die Austrittsstelle der Radicula bei der Keimung ist, eine Unterbrechung der Samenschale. Die so über der Radicula entstehende Oeffnung ist aber wiederum durch einen harten *Pfropf* oder *Deckel* verschlossen, der entweder keilförmig nach Innen verjüngt oder halbkugelig gewölbt auch bei starkem Drucke nicht von Aussen nach Innen hineingetrieben, wohl aber beim Keimen durch die, mit dem Pfropf verwachsene, Radicula auf's leichteste herausgehoben und so beseitigt werden kann und in der That auch stets zuerst herausgeschoben wird. Während beim ruhenden Samen der Pfropf das Eindringen von Wasser, Schimmelpilzfäden u. dergl. verhindert und einen durchaus festen Verschluss bildet, ermöglicht er also andererseits trotz der sehr festen Samenschale

---

1) Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Arbeiten d. botan. Institutes in Tübingen, I. 1885. S. 561.

2) Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. Flora. 1885. S. 191 u. Taf. III.



ein leichtes und ungehindertes Hervortreten der Radicula bez. des ganzen Embryos bei der Keimung. Bei den Dicotylen-Samen wird dies Hervortreten der Radicula der Regel nach durch Sprengung der harten Schale ermöglicht. Hier bei den *Scitamineen* wo, wie wir sehen werden, überall ein Saugorgan, welches im Samen stecken bleibt, vorhanden ist, muss es der Pflanze daran liegen, dies fortdauernd in Contact mit dem auszusaugenden Speichergewebe zu halten. Ein Sprengen der Schale behufs Austrittes des Keimlings erschiene daher weniger am Platze, denn es würde ja zu einer Lockerung der Gewebe des Samens, also zu einer weniger vollkommenen Aussaugung des Endosperms bez. Perisperms führen.

Dieser „Propf“ ist besonders schön bei den *Zingiberaceen* entwickelt. Bei *Elettaria speciosa* und *E. Cardamomum* (fig. 2 u. 4 pf.) ist er wie ein Kannendeckel gestaltet, d. h. oben mit einem zapfenförmigen Griff versehen, bei *Alpinia nutans* (fig. 11) ist der Deckel flach, bei *Amomum dealbatum* (fig. 12) halbkugelig gewölbt. Aber auch bei den *Marantaceen* findet er sich allenthalben, so z. B. besonders schön bei *Clinogyne* (fig. 14) und *Maranta* (fig. 21), wo seine Form der bei *Elettaria* beschriebenen gleicht und bei *Phrynium* (fig. 33) und *Tachyphrynium*, (fig. 32), wo er einen flachen Deckel bildet <sup>1)</sup>. Bei den benachbarten *Musaceen* ist er fast stets in Form eines richtigen, nach Innen konisch verjüngten Pfropfes ausgebildet, der genau in die entsprechende Oeffnung der Samenschale passt, so bei *Musa Ensete* (fig. 15 pf.) bei *Heliconia* (fig. 13), *Strelitzia reginae* (fig. 31a) u. and. Nur die *Cannaceen* scheinen eine derartige Einrichtung stets zu entbehren. Sie besitzen aber eine andere Einrichtung, die das unregelmässige Aufreissen der Samenschale verhindert. Unmittelbar unter der Spitze der Samen von *Canna* findet sich nämlich etwas seitlich und so orientirt, dass die Radicula gerade daraufhin zeigt, ein spaltförmiges Loch in der Samenschale, welches dadurch entsteht, dass auf eine Strecke hin die palis-

---

1) Auch bei *Calathea*, *Stromanthe lutea*, *Ischnosiphon obliquus* und *Thalia geniculata* finden sich nach Eichler's Zeichnungen (Abhandl. der preuss. Akademie der Wissenschaften. 1884. Taf. VII) solche Deckel.

sadenförmigen Sclereiden nach Innen auseinanderweichen und nur oben an einander stossen (fig. 18 L). Beginnt nun der Same zu keimen, so reisst die Schale an diesem Punkte auf eine kurze Strecke auseinander und der Embryo zwingt sich hindurch. Der übrige Theil des Samens bleibt von der Schale umhüllt.

Bei den mit einem Pfropf versehenen *Scitamineen* beginnt die Keimung stets damit, dass der Pfropf nebst dem, der Regel nach daran hängenden, Arillus bez. dessen Resten von dem, in Folge einer Streckung des Halses des Keimlings (H in fig. 2, 5, 10) hervortretenden, Embryo herausgeschoben wird.

Derartige „Pfröpfe“ sind auch bei den Samen anderer Monocotylenfamilien gerade keine Seltenheit. Ich erinnere hier zunächst an die pfropf- und deckelartigen Bildungen bei einigen Palmensamen, die Pfitzer <sup>1)</sup> beschrieben und (a. a. O. Taf. VI) auch abgebildet hat und die ausserordentliche Aehnlichkeit mit den oben beschriebenen haben ferner an den „Samendeckel“ von *Typha* <sup>2)</sup>, *Potamogeton* <sup>3)</sup> und *Pistia* <sup>4)</sup>, das „Operculum bei *Lemna*“ <sup>5)</sup> (fig. 70 o) u. and. Auch die *Commelinaceen* scheinen ganz allgemein mit solchen Bildungen ausgerüstet zu sein <sup>6)</sup>, dieselben sind besonders schön bei *Tradescantia* (fig. 66) und werden sich zweifellos noch bei manchen anderen Monocotylen finden. Dort wo sie nicht auftreten ist häufig eine Einrichtung zu finden, die denselben Zweck erfüllt. So ist bei mehreren *Cyperaceen* z. B. bei *Cladium Mariscus* (fig. 35), *Restiaceen* z. B. *Cinamois virgata* (fig. 37) und *Restio* (fig. 36), *Pandanaceen* z. B. *Pandanus* die harte Samen-bez. Fruchtschale an der Stelle, wo das Radicularende des Keimlings liegt, unterbrochen und die Oeffnung bei einigen durch später degenerirendes Gewebe aus-

1) Ueber Früchte, Keimung und Jugendzustände einiger Palmen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. III. (1885). S. 32.

2) Engler-Prantl, Pflanzenfamilien. II. 1. S. 184. fig. 143 H. d.

3) Irmisch, Bemerkungen über die Keimpflanzen einiger Potamogetonarten, Zeitschr. f. ges. Naturw. 1878. Taf. VIII.

4) Hegelmaier, Entwicklungsgeschichte monocotyler Keime. Botan. Zeit. 1874.

5) Hegelmaier, Die Lemnaceen, eine monographische Untersuchung. Leipzig. 1868.

6) Engler-Prantl. Pflanzenfamilien. II. 4. S. 62 u. 63.

gefüllt, sodass auch hier der Embryo, ohne dass eine Sprengung der übrigens sehr harten und nicht so leicht zu sprengenden Schale erforderlich ist, hervordringen kann.

Eine andere Einrichtung zeigen viele *Cyperaceen* bei denen die Schale nur an der Austrittsstelle des Keimlings und zwar in Form einer zähnigen Manschette aufgerissen wird.

Im Folgenden sollen nun die *Scitamineen*-Samen und ihre Saugorgane der Näheren beschrieben werden.

#### ZINGIBERACEEN.

Als Beispiel wähle ich *Elettaria speciosa*, eine Pflanze, die in Java sehr häufig ist und deren leicht keimende Samen man daher in allen Entwicklungsstadien erhalten kann.

Bei den unreifen Samen (fig. 1 und 3) ist zu der Zeit, wo das Perisperm bereits morphologisch ausgebildet, wenschon noch nicht mit Reservestoffen angefüllt ist, Endosperm, Saugorgan und Embryo (im engeren Sinne) noch nicht differenzirt oder die Differenzirung beginnt doch eben erst. Der flaschenförmige Embryosack (Fig. 3 *En*) zeigt im letzteren Falle an der Spitze seines Halses, die der späteren Austrittsstelle der Radicula des Samens entspricht, die ersten Anfänge der Embryobildung (Fig. 3 *E* und Fig. 1 *E*). Die stumpfkegelige, sehr plasmareiche Embryosanlage ist deutlich gegen das hellere, mit feinkörniger, transitorischer Stärke erfüllte Endosperm abgehoben, das später von dem sich entwickelnden Embryo zum grossen Theile resorbirt wird.

Die noch sehr dünnwandige Samenschale ist an der der Spitze der Embryo's entsprechenden Stelle schalig-cylindrisch eingestülpt. Dort liegt, noch durch eine ringsumlaufende Ligatur mit den seitlichen Zipfeln der Samenschale verbunden, die Propfenanlage (fig. 1 *Pf*), deren Zellen wie die der übrigen Samenschale radial palissadenartig gestreckt und dünnwandig sind.

Diese Propfenanlage, die durch Verdickung ihrer Zellen späterhin zum „Propf“ wird, ist sowohl mit der Spitze des Embryosackes, als auch mit dem Arillus (fig. 2 *Ar.*) verwachsen. Diese Verwachsung bleibt auch dann noch bestehen, wenn der

Keimling vollständig ausgebildet ist. Dies gilt nicht nur für *Elettaria*, sondern auch für *Amomum*, *Zingiber*, *Alpinia* und die *Marantaceen*. Die dem Gewebe des Embryosackes entstammende Verbindungsschicht zwischen Propf und Embryo wird erst nach bei der Keimung erfolgtem Austritte des letzteren gelöst.

Die Verbindung des Pfpfens mit der übrigen Samenschale löst sich dagegen bis auf ein (bisweilen sogar ganz schwindendes) zartes Band schon im Stadium völliger Samenreife (fig. 2, 4, 5, 11, 12), sodass es dem hervordringenden Keimling nicht schwer fällt die Verbindung vollends zu lösen und den Pfpfen oder Deckel herauszuheben, gleichviel ob dieser Pfpfen oberflächlich (*Elettaria*) oder eingesenkt liegt (*Amomum*). Zu der Zeit wo der Propf vollständig ausgebildet ist, ist auch sowohl das Speichergewebe — Perisperm und Endosperm — als auch der Keimling völlig entwickelt und mit Reservestoffen vollgepfropft (fig. 2 und 4). In den gegen den Pfpfen zu liegenden Theilen des Samens umgibt den Keimling kein Endosperm und schon hierdurch wird der letztere in zwei ungleich ausgebildete Theile geschieden. Der vom Endosperm umgebene Theil ist langgestreckt-keulig, (fig. 5 *s*) dann verjüngt sich der Keimling halsartig (fig. 5 *H*) und die obere, der Samenbasis entsprechende Partie bildet einen breiten Kegel mit flacher Basis (fig. 5 *E*). Der keulige Theil ist nun das *Saugorgan*, der kegelartig angebildete obere Theil der Keimling (im engeren Sinne <sup>1)</sup>). Den zwischen beiden liegenden nenne ich „Hals“. Während das Saugorgan und auch der Halstheil bis auf (bisweilen zu beobachtende) sehr zarte Procambiumstränge keinerlei Differenzirung erkennen lässt, kann man in dem kleinzelligen, nun ausserordentlich eiweissreichen Kopftheile, dem eigentlichen Keimlinge, bisweilen sowohl die Anlage der Wurzel wie auch den Vegetationspunct der Plumula, wenn auch nicht gerade deutlich entwickelt, so doch wenigstens angedeutet finden, so

---

1) Obgleich natürlich, wie wir weiter unten sehen werden, das Saugorgan als Cotyledonarorgan auch zu dem Keimlinge (im weiteren Sinne) gehört, sei es mir gestattet im Folgenden die Bezeichnung Keimling (im engeren Sinne) nur für diesen oberen Theil zu gebrauchen.



z. B. bei *Elettaria speciosa* und *Cardamomum* (fig. 2 u. 5 *E*) und bei *Alpinia nutans* (fig. 11 *E*), bei anderen freilich (*Amomum dealbatum*, fig. 12) bildet das gesammte Organ (Keimling und Saugapparat) ein thallomartiges Gebilde ohne jede Differenzirung, in dem sich die einzelnen Organe erst bei der Keimung entwickeln. Wenn die Differenzirung deutlich ist, so sieht man stets die Radicula an der Spitze des Ganzen und der Regel nach central gelagert. Sie bildet einen (oder mehrere, meist drei) Vegetationskegel und ist umgeben resp. bedeckt von einer eng anliegenden coleorhizaartigen Scheide. Der Vegetationspunkt der Plumula liegt dagegen seitlich und ist schräg nach unten d. h. gegen den Halstheil gerichtet (fig. 2, 5, 11).

Das „Saugorgan“ resp. dessen Halstheil umscheidet die Anlage der Plumula. Seine Zellen sind meist grösser und stärker gestreckt als die des eigentlichen Keimlings, doch pflegt bei den *Zingiberaceen* die Randschicht, die an das Endosperm grenzende Epidermis, nicht palissadenartig gestreckt, überhaupt wenig von dem übrigen Gewebe differenzirt zu sein. Die schon im Namen ausgedrückte Function des Saugorganes tritt bei der Keimung der Samen klar hervor; auf seine morphologische Bedeutung komme ich weiter unten zu sprechen. Das Saugorgan bleibt bei der Keimung im Samen stecken. Der Keimling schiebt zunächst dadurch, dass sich der halsartige Theil stark streckt, den Verschlusspfropfen der Samenschale heraus. Jetzt differenziren sich Radicula und Plumula im Kopftheile scharf heraus, und sobald der Keimling (im engeren Sinne) aus der Samenschale hervorgetreten, wendet sich das Würzelchen nach unten und die von einem tutenförmigen Blatte (dem Scheidentheile der Cotyledons, der Coleoptile) umhüllte Plumula nach oben. Während diese beiden sich weiter entwickeln und namentlich die Wurzel tief in den Boden dringt, streckt sich der „Halstheil“ immer mehr (fig. 7, 8, 9, 10) und so kommt es denn, dass das junge Keimpflänzchen durch ein langes fadenartiges, der Basis der Coleoptile angefügtes Anhängsel — dem gestreckten Halstheile des Keimlings (fig. 10 *H*) — mit dem im Samen steckenbleibenden Saugorgane verbunden



ist <sup>1)</sup> und solange verbunden bleibt bis letzteres alle Reservestoffe aus dem Samen aufgesogen hat und mit ihm abstirbt.

Die Function des Saugorganes ist klar: es dient dazu die Reservestoffe aus dem Speichergewebe aufzusaugen und durch den Hals dem Keimlinge zuzuführen. Auch hier ist übrigens — besonders beim Perisperm — eine deutliche Streckung und radiale Anordnung der Zellen gegen das Saugorgan hin, in dem oben (S. 151) erwähnten Sinne zu beobachten (fig. 2, 4, 5, 11, 12).

Die Form des Saugorgans wechselt. Bei *Elettaria* und *Zingiber* herrscht die Keulenform von (fig. 4 u. 5), doch findet man auch bisweilen das Saugorgan an der Spitze verbreitert (fig. 6.). Bei *Alpinia nutans* ist es zweilappig (fig. 11) und ragt mit je einem der Lappen in einen Abschnitt des sichelförmig gebogenen Endosperms. Bei *Amomum dealbatum* (fig. 12) durchsetzt es keilförmig das gleichfalls sichelförmig gebogene Endosperm u. and. m.

Die Keimung verläuft bei allen analog, besonders das Saugorgan und der Hals verhalten sich ganz gleich.

Stets enthält das Perisperm Stärke, das Endosperm Proteinkörner (Aleuron).

#### MARANTACEEN.

Auch bei *Maranta* ist ein Saugorgan entwickelt (fig. 21 s); des Deckels (fig. 21 und 22 pf) ist schon oben gedacht. Das lange, fadenförmige Saugorgan ist in Folge einer einspringenden Samenschalenfalte hakenförmig gekrümmt und geht ohne eine wesentliche Einschnürung zu bilden in den eigentlichen Keimling über, an dem man sowohl den Vegetationspunct der Plumula (fig. 22 v), als auch die Anlage der Radicula (fig. 22 w), deutlich erkennen kann. Wie aus den Figuren ersichtlich liegt auch hier die Radicula an der Spitze des Ganzen und ziemlich central, die Plumula etwas seitlich und schräg nach unten ge-

---

1) Die Zingiberaceen gehören also zu Klebs' Typus 2: »Scheide des Kotyledon stark verlängert, von dem im Samen steckenden Theile durch einen langen fadenförmigen Stiel getrennt.«

richtet. Die Keimung erfolgt wie bei den *Zingiberaceen*. Das Saugorgan bleibt in Samen stecken, der Halstheil streckt sich stark. Analog verhält sich *Clinogyne* (fig. 14), *Tachyphrynium* (fig. 32) und *Phrynium* (fig. 33). Bei diesen ist jedoch schon im Samen der Halstheil deutlich differenzirt (fig. 23). Radicula und Plumula ebenfalls deutlich.

#### MUSACEEN.

Bei *Musa Ensete* ist das Saugorgan von breitscheidenförmiger Gestalt (fig. 15 und 16 s). Seine, dem mehligem Perisperm anliegende, Epidermis ist als palissadenartig gestrecktes Saugepithel entwickelt (fig. 16 und 17). Hierin sowie in seiner peripherischen Lage gleicht dasselbe dem Scutellum des Grassamens. Es bleibt bei der Keimung im Samen stecken und vergrößert sich stark. Letztere Eigenschaft theilt es mit den Saugorganen der Palmen und unterscheidet es von denen der *Zingiberaceen* und *Marantaceen*. Ein Halstheil ist kaum entwickelt, dagegen ist der Keimling (im engeren Sinne) schon relativ hoch differenzirt — wie man denn überhaupt in dieser Familie nirgends thallomartige Embryonen (wie bei einigen *Zingiberaceen*) findet: eine dreitheilige Radicularanlage (fig. 16 v) von coleorhizaartiger Scheide umgeben, deutliche Plumula (Vegetationspunct und Blattanlagen fig. 16 p) und Coleoptile. Die Spitze des Keimlings ist auch hier mit dem Pfropf (fig. 15 pf) verwachsen. Das Saugorgan ist nur in seinem oberen engzelligeren Theile von Procambiumsträngen durchzogen, der untere grosszelligere Theil ist frei davon. Der Hauptstrang verläuft bogenförmig schräg nach unten, in der Richtung nach der auch der Vegetationspunct gerichtet ist. Wenn man sich die beiden Enden des Saugorgans von *Musa Ensete* weiter nach unten gezogen denkt, so erhält man ein Organ, welches dem von *Alpinia nutans* gleicht, denn auch bei diesem verläuft der Hauptprocambiumstrang bogenförmig nach rechts unten, tritt also nur in den einen Zipfel ein (fig. 11), eine Erscheinung, der wir übrigens allenthalben bei den Saugorganen begegnen.

Bei *Ravenala Madagascariensis* (fig. 24 s) finden wir wieder ein keulenförmiges, bei *Strelitzia reginae* (fig. 31 a) und bei *Heliconia bicolor* (fig. 13) ein mehr fädiges Saugorgan, das sich beim Keimen nicht wesentlich vergrössert. Bei *Ravenala* ist der eigentliche Keimling sehr deutlich differenzirt, bes. der Vegetationspunct mit den Blattanlagen (fig. 25 v), sowie die Radicula (w). Endosperm fehlt den *Musaceen* ebenso wie den *Marantaceen*. Das Speichergewebe ist Perisperm.

#### CANNACEEN.

Auch die Samen dieser Familie sind endospermfrei, das Saugorgan rings von Perisperm umgeben. Es besitzt bei *Canna* keulenförmige Gestalt (fig. 19 s), zwischen ihm und dem Keimling im engeren Sinne ist eine Einschnürung deutlich wahrzunehmen (fig. 18). Die auch hier die Spitze des Ganzen bildende kegelförmige Radicula ist etwas schräg gestellt (fig. 18), gegen den sichelförmigen Spalt in der Samenschale. Der Keimling (im engeren Sinne) ist überhaupt schon im reifen Samen hoch differenzirt. An der von der Coleoptile umscheideten Plumula kann man sowohl Stengeltheil wie Vegetationspunct und zahlreiche Blattanlagen erkennen (fig. 18).

Die Epidermiszellen des Saugorgans (fig. 18 s) sind palissadenartig gestreckt, ähnlich wie bei *Musa*.

Die Keimung hat viel Aehnlichkeit mit der der *Zingiberaceen*. Der im ruhenden Samen kaum angedeutete „Hals“ des Keimlings streckt sich stark und schiebt den Keimling (im engeren Sinne) aus dem Samen heraus. Draussen entwickelt derselbe alsdann Wurzeln und Blätter<sup>1)</sup>, bleibt aber noch lange von der Coleoptile umscheidet (fig. 19). Das von Procambiumsträngen durchzogene Saugorgan bleibt im Samen stecken (fig. 20 s) und saugt ohne sich wesentlich zu vergrössern das Perisperm aus. Sein aus dem Samen herausragender Stieltheil — der verlängerte Hals des Keimlings — ist dem Rücken der Keimblatt-

1) Diese ersten Keimungsstadien von *Canna* sind schon von Mirbel (Annales du Muséum T. XVI. 1810. Taf. XVI) gut abgebildet worden, auch Richard (ebenda XVII Pl. 5) gibt gute Bilder.

scheide (Coleoptile fig. 20 c) angefügt, die schliesslich von den Laubblättern durchbrochen wird.

Wir werden später sehen, dass diese Coleoptile mit dem Saugorgane und dessen Hals zusammen den Cotyledon der Pflanze bildet.

### 3.

Sehen wir uns nun darnach um, wo bei den Monocotylen ähnliche Bildungen anzutreffen sind.

Die bekanntesten derart sind das Scutellum der *Gräser* und das Saugorgan der *Palmen*, deren Morphologie seit Anfang des Jahrhunderts bekannt war, deren physiologische Bedeutung aber erst von Sachs klargelegt wurde <sup>1)</sup>. So verschieden auch die morphologische Ausbildung dieser Organe bei den beiden Familien, so übereinstimmend ist ihre Function als Saugorgane.

Sie repräsentiren zwei Haupttypen. Die *Gramineen* besitzen ein dem Speichergewebe seitlich anliegendes Saugorgan, das sich bei der Keimung wenig oder gar nicht vergrössert, die *Palmen* dagegen ein im Endosperm gelegenes Saugorgan, das sich beim Keimen wesentlich vergrössert und das Speichergewebe durchwuchernd die in diesem aufgehäuften Reservestoffe aufnimmt. Diesen beiden Typen schliesst sich dann als dritter der der *Zingiberaceen* an, wo ein keulenförmiges, sich bei der Keimung nicht nachträglich vergrösserndes, Saugorgan central im Speichergewebe liegt.

Unter diese drei Typen lassen sich, wie wir sehen werden, alle Monocotylen mit Speichergewebe im Samen subrubriciren. Es bleibt hierbei irrelevant, ob die Epidermis der Saugorgane zu einem Palissaden-Epithel ausgebildet ist oder nicht.

Den Bau und das Verhalten des Scutellums der Gräser bei der Keimung kann ich als bekannt voraussetzen. Ich habe den Beobachtungen die bei Mirbel's Arbeiten (1810) beginnen und bis in die neueste Zeit reichen <sup>2)</sup> nichts Wesentliches hinzuzufügen.

1) Vergl. die Anm. auf S. 154.

2) Das neueste hierüber ist wohl in Holzner's monumentalem Werke, Beiträge zur Kenntniss der Gerste. München. 1888, enthalten, wo auch sehr vollständige Literaturangaben sich finden.



Nur das eine mag hier Erwähnung finden, dass die Procambiumstränge des Scutellums bei der Keimung schon frühzeitig in zarte Gefässbündel übergehen.

Das Verhalten des *Saugorgans der Palmen* konnte ich bei Samen zahlreicher Vertreter dieser Gruppe, die ich zum Keimen brachte, beobachten. Ich fand, dass es sich ausnahmslos stark vergrösserte und bei allen den Samen, die ein albumen ruminatum besitzen, vielfach zertheilt, indem lebhaftes Wachsthum an zahlreichen einzelnen Vegetationspuncten einsetzt und die so gebildeten Lappen in dem hellen Endosperm zwischen den Samenhautfalten vordringen. Besonders schön ist dies bei *Areca Catechu* zu beobachten. Da diese Samenhautfalten selbst Reservestoffe nicht enthalten und bei der Keimung nicht aufgelöst werden, so ist ja auch ein Lösen des aufgespeicherten Reserve-materials auf eine andere Weise kaum möglich.

Ganz ähnlich verhalten sich übrigens die Cotyledonen von *Myristica fragrans*. Auch diese zertheilen sich bei der Keimung reichlich, die mit Spitzenmeristem versehenen Lappen dringen in das Endosperm-Gewebe und so kommt es denn, dass, da letztere sehr unregelmässig verlaufen, aus dem keimenden Samen herauspräparirte Cotyledonen tief- und krauszerlappt erscheinen.

Sehen wir uns nun die den *Gramineen* und Palmen nächst benachbarten Familien an.

Den *Cyperaceen* ist auch in neuester Zeit <sup>1)</sup> ein Saugorgan abgesprochen und in dem Fehlen desselben einer der wichtigsten Unterschiede benachbarten Familien gegenüber gefunden worden. Ich kann dieser Anschauung, ebensowenig wie Ebeling <sup>2)</sup> und Klebs <sup>3)</sup>, beipflichten, sondern finde, dass ein deutlich als Saugorgan fungirendes Gebilde bei der Keimung im Samen stecken bleibt, welches zwar anatomisch sich vom Scutellum der Gräser sehr wesentlich

---

1) In Engler-Prantl, Pflanzenfamilien II. 2. S. 103 sagt Pax ausdrücklich: »Ein Theil des Cotyledon bleibt *nicht*, wie bei den Gräsern, als »Scutellum" im Samen stecken."

2) Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. Flora 1885. m. Taf. III.

3) A. a. O. S. 572.



unterscheidet, physiologisch diesem aber gleichwerthig ist. Der Grund, warum man es übersehen hat, ist der, dass es im ruhenden Samen meist sehr klein ist <sup>1)</sup> (fig. 38 s. *Carex livida*) und erst bei der Keimung sich stark und keulenförmig vergrössert <sup>2)</sup> (fig. 68 s. *Carex maxima*) und nicht selten schliesslich den ganzen Samen ausfüllt. Nur bei *Cladium* fand ich es auch schon im ruhenden Samen gross und kräftig entwickelt (fig. 35). Meist hat es die in fig. 38 s. abgebildete, flachkonische Form.

Die Samen der den Palmen benachbarten *Pandanaceen* sind den *Zingiberaceen* ähnlich gebaut, nur ist das entsprechende Saugorgan viel kürzer und dringt nicht so tief in das Speicher- gewebe ein. Wie es beim Keimen functionirt, konnte ich leider nicht feststellen, da es mir in Buitenzorg nicht gelang *Pandanus*- Samen zum Keimen zu bringen <sup>3)</sup>.

Sehr schön ist das Saugorgan bei allen mit Endosperm versehenen *Araceen* — *Areen*, *Orontieen* und *Lemnaceen* — entwickelt, so z. B. bei *Anthurium*, *Arum* (fig. 39 und 40 s.), *Philodendron*, *Penellia tubifera* <sup>4)</sup> (fig. 71 s.), *Pistia*, *Calla* <sup>5)</sup> und, nach Engler's Abbildungen <sup>6)</sup> zu schliessen, auch bei den übrigen *Aroideen* mit Nährgewebe. Das Verhalten bei der Keimung ist dem bei den *Zingiberaceen* zu beobachtenden ähnlich, doch durchsetzt auch hier das Saugorgan nicht das ganze Endosperm.

Das Saugorgan der *Lemnaceen* ist bereits von Hegelmaier <sup>7)</sup> unter dem Namen „beim Keimen im Samen zurückbleibender Theil des Cotyledons“ bei *Lemna minor* beschrieben und abgebildet worden, aus der Abbildung (fig. 70) geht hervor, dass es sich wie das der *Zingiberaceen* verhält.

Auch bei den *Typhaceen* und *Sparganieen* (*Typha* und *Sparganium* <sup>8)</sup>)

1) Vergl. auch Mirbel, (Annales du Museum. XVI. Pl. 16). *Carex maxima* u. *Cyperus longus*. Pl. 17. *Carex vulpina*. Pl. 18. *Scirpus lacustris* und Richard (ebenda XVII. Pl. 5). *Scleria gracilis*, *Carex depauperata*, *Scirpus maritimus* u. *supinus*.

2) Vergl. auch Mirbel und Richard's Abbildungen.

3) Die Keimungsgeschichte der *Pandanus*arten hat Graf Solms geschildert (Botan. Zeit. 1878. S. 357). Nach dessen Mittheilungen ist das Vorhandensein eines Saugorgans zweifellos.

4) Vergl. Irmisch, Aroideen.

5) Vergl. Mirbel und Richard a. a. O.

7) Die Lemnaceen, Leipzig 1868.

6) Flora brasiliensis.

8) Richard a. a. O. Pl. 5.

findet sich ausnahmslos ein schön ausgebildetes, typisch functionirendes Saugorgan (*Sparganium ramosum*, fig. 51 s).

Auf die *Aroideen* ohne Speichergewebe und die gleichfalls endospermfreien *Najadeen* komme ich weiter unten zurück.

Aber nicht nur bei den *Scitamineen*, *Glumifloren* und *Spadicifloren* treffen wir ein Saugorgan, auch die *Enantioblasten* und *Liliifloren*-Familien besitzen es ausnahmslos.

Von den *Enantioblastenfamilien* fand ich es zunächst bei den *Restiaceen*, so bei *Restio recurvus*, wo es dem der *Zingiberaceen* gleicht (fig. 36), auch bei *Cinnamois virgata* (fig. 37) war es deutlich, doch hat bei beiden der ganze Embryo Thallomcharakter und zeigt keinerlei deutliche Gliederung. Beim Keimen bleibt das Saugorgan aber auch hier im Samen stecken.

Von den *Centrolepidaceen* habe ich *Centrolepis tenuior* (fig. 41) untersucht. Das Saugorgan ist bei dieser Pflanze, deren Embryo übrigens auch nur thallomartig ausgebildet ist, ähnlich dem Scutellum der Grassamen entwickelt und liegt mit breiter Basis dem Endosperm an. Beim Keimen bleibt es wie jenes im Samen stecken. Diesen nämlichen scutellumartigen Charakter hat es auch bei den *Mayaceen* (*Mayaca* <sup>1)</sup>) und *Xyridaceen* und — wenn ich recht gesehen habe — auch bei der *Eriocaulacee*: *Paepalanthus*.

Bei den *Commelinaceen* ist das Saugorgan so schön und deutlich entwickelt, dass es schon vielfach <sup>2)</sup> abgebildet wurde, besonders *Tradescantia* (fig. 66) und *Commelina* (fig. 67) sind schöne Beispiele. Bei *Commelina tuberosa* ist es mit dem langen Halsfortsatz der Spitze der Coleoptile, des Scheidentheiles des Cotyledons, angefügt. Auch den benachbarten *Pontederiaceen* fehlt es nicht (*Pontederia cordata*).

Von den *Liliifloren* findet es sich bei den *Liliaceen*, und zwar sowohl den *Lilieen*, *Melanthieen* als *Smilaceen* z. B. bei *Dracaena* (fig. 30), *Allium* (fig. 77), *Asparagus* (fig. 81), *Anthericum* (fig. 78), *Asphodelus* (fig. 83), *Aletris* (fig. 79), *Hemerocallis* (fig. 80), *Lilium* (fig. 76), *Ornithogalum*, *Helonias* und vielen anderen.

1) Vergl. N. Seubert in Flora brasiliens. III. 1 und Mirbel, Ann. d. Mus. XVI. Pl. 16.

2) So bei Mirbel, Klebs, Ebeling u. and.

Auch hier bleibt bei der Mehrzahl der Pflanzen das Saugorgan dauernd im Samen stecken, um mit diesem später abzusterben; es ergrünt weder nachträglich noch tritt es, wenn das Endosperm ausgezogen ist, daraus hervor, nur bei *Allium* und wenigen anderen kommt es, nachdem es schon vorher sich stark gestreckt, nachträglich aus dem entleerten Samen heraus, ergrünt und richtet sich blattartig auf, während an einer Stelle (bei *p* in fig. 77) die Plumula hervorbricht, die bis dahin in dem Organe eingeschlossen war. Hier kann gar kein Zweifel bestehen, dass das ganze Organ ( $\alpha$ — $\beta$  in fig. 77) der Cotyledon ist. Darauf komme ich jedoch noch später zurück.

Was für die *Liliaceen* gilt, gilt nun auch für die *Amaryllideen*, wo ich Saugorgane bei *Amaryllis* (fig. 75), *Hypoxis*, *Leucojum* (fig. 29), *Doryanthes* (fig. 26—28), *Crinum* und. and. fand und ganz besonders für die *Iuncaceen*, wo sie trefflich bei *Iuncus* (fig. 69), und *Iridaceen*<sup>1)</sup>, wo sie bei *Iris* (fig. 42, 43, 74), *Tigridia* (fig. 82) u. and. leicht aufzufinden sind. Ueberall wo ich sie beobachtete, waren sie von keulenförmiger Gestalt, rundlich und dick, nur bei *Doryanthes* fand ich sie von flach blattartiger Gestalt (fig. 27), ganz ähnlich der Art, wie sie die Cotyledonen von Dicotylen so häufig zeigen; selbst die verzweigten Procambiumstränge fehlten nicht. Leider konnte ich nicht feststellen wie sich diese blattartigen Saugorgane bei der Keimung verhalten, was nach dem bei *Allium* gesagten von besonderem Interesse gewesen wäre.

Ganz ähnlich gebaute Gebilde fand ich auch bei den benachbarten *Dioscoreen*, nämlich bei *Dioscorea hirsuta* (fig. 34), auch hier ist das „Saugorgan“, denn als solches müssen wir auch hier das Gebilde ansprechen, flach blattartig und von Procambiumsträngen durchzogen.

Eine relativ grosse Mannichfaltigkeit zeigen (nach den vorhandenen Literaturangaben<sup>2)</sup> die ebenfalls noch zu den Lili-

1) Klebs (a. a. Orte S. 564) rechnet die Liliaceen, Iridaceen und Amaryllideen zu seinem Typus 1 »Cotyledon bleibt mit dem einen Ende im Samen stecken, tritt mit dem anderen heraus und bildet eine verhältnissmässig kurze Scheide.“ (Vergl. auch Klebs fig. 11).

2) Vergl. bes. Wittmack in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien u. And.

floren zu rechnenden *Bromeliaceen*. So besitzt *Caraguata* (fig. 72) und *Guzmania* (fig. 73) ein keulenförmiges, ins Endosperm ragendes Saugorgan, das Wittmack im Hinblick auf seine Function direct als „Scutellum“ bezeichnet und mit dem der Gräser in Parallele setzt, bei anderen liegt es dem Endosperm seitlich an.

Mit den im Vorstehenden abgehandelten Familien sind die *monocotyischen Familien*, deren Samen ein Speicher (Nähr-)gewebe besitzen, erschöpft. Wir haben gesehen dass sie sämmtlich ein Saugorgan besitzen.

Als was das Saugorgan bei den Monocotyledonen morphologisch zu betrachten ist, darauf komme ich im fünften Abschnitt zu sprechen.

#### 4.

Gehen wir nun einen Schritt weiter nach unten. Die *Gymnospermen* bilden bekanntlich das Bindeglied zwischen den Monocotylen und den Gefässkryptogamen und es war nun zu untersuchen, ob nicht diese ebenfalls Saugorgane besitzen.

Von den *Gnetaceen* ist der Verlauf der Keimung sowohl bei *Gnetum* als bei *Welwitschia* bekannt <sup>1)</sup>. Beide besitzen Samen mit Nährgewebe.

Bei *Welwitschia* (fig. 87—91) liegen im ruhenden Samen neben einander, eingebettet in das Endosperm, die beiden Cotyledonen und ein kegelförmiger Zapfen. Bei der Keimung (fig. 89—91) treten die Cotyledonen sich entfaltend aus dem Samen hervor, der Zapfen bleibt jedoch so lange im Endosperm stecken, bis dasselbe völlig ausgesaugt ist. Dann stirbt es ab. Bower nennt ihn „Feeder“, Eichler „Nähr-oder Saugfortsatz“. Ein Zweifel kann darüber nicht bestehen, dass er ein Saugorgan im obigen Sinne ist.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Gnetum* (fig. 84—86) wo gleichfalls neben den beim Keimen hervortretenden Cotyle-

---

1) Bower, on the germination and histology of the seedling of *Welwitschia mirabilis*. Quarterl. Journ. of micr. science, 1881, p. 15 und derselbe, germination and embryogeny of *Gnetum Gnemon*, ebenda 1882.



donen ein Saugorgan, von der gleichen Function wie bei *Welwitschia* liegt.

Bemerkenswerth ist, dass die Cotyledonen bei beiden Pflanzen durch ein sich stark streckendes Hypocotyles Glied von dem Saugorgane, welches Bower und Klebs als eine Wucherung des Hypocotylgewebes auffassen, nachträglich räumlich ziemlich weit entfernt werden.

Bei den *Cycadeen* ist Saugorgan und Cotyledon bez. Cotyledonen dasselbe. In das Endosperm eingebettet liegt der Keimling mit bald einem (*Ceratozamia*) bald mehreren (*Macrozamia*) Cotyledonen; bisweilen (*Cycas*, *Zamia*) kommt es auch vor, dass das oben gleichartige Gebilde an der Basis einen Plumularspalt zeigt. Auch hier kann man meines Erachtens nur von *einem* Cotyledon reden. Bei der Keimung der *Cycadeensamen*<sup>1)</sup>, die ich an zahlreichen Exemplaren im Buitenzorger Garten leicht verfolgen konnte, bleibt das *gesamte* Cotyledonargebilde als typisches Saugorgan im Endosperm stecken und stirbt nach Aussaugung des letzteren mit diesem ab. Eine Coleoptile d. h. ein aus dem Samen heraustretender, die Plumula umscheidender, Theil des Cotyledons ist nicht zu beobachten.

Während sich somit die *Cycadeen* mehr an die Monocotylen anlehnen, keimen die *Coniferen* ganz nach dem verbreitetsten Typus der Endosperm führenden Dicotylen d. h. die Cotyledonen treten, nachdem sie das Endosperm ausgesaugt, aus dem Samen heraus, ergrünen und assimiliren.

Bei den *Gefässkryptogamen* kennen wir gleichfalls Saugorgane. Der „Fuss“ des Embryo's der *Filicinen* (der Farne und Rhizocarpeen) *Equisetaceen*, *Selaginellen* und *Isoeteen* ist ganz zweifellos ein Saugorgan und als solches auch bereits wiederholtlich angesprochen worden<sup>2)</sup>. Er hat *physiologisch* den gleichen Zweck wie das Saugorgan der Monocotylen und Gymnospermen „dem jungen Embryo in der ersten Zeit die für denselben nöthigen Nahrungsstoffe aus dem Prothallium herbeizuschaffen“

1) Vergl. auch die bekannte Abbildung bei Sachs.

2) So erst neuerdings in Sadebeck in der Realencyclopädie der Naturwissenschaften. Botanik. S. 218.



und da das Prothallium dem Endosperm der Gymnospermen auch morphologisch äquivalent ist, so ist die Analogie in *diesem* Punkte eine vollständige. Bezüglich der *morphologischen* Bedeutung des Fusses selbst freilich scheint eine Analogie nicht zu bestehen, wenigstens nicht mit den Monocotylen, denn während bei diesen das Saugorgan, wie wir sehen werden, ein Cotyledonargebilde ist, entsteht der Fuss bei der Gefässkryptogamen fast immer aus dem Segmente der Eizelle, dessen andere Hälfte zur Wurzel wird. Ob morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Analogien zwischen dem Fusse der Gefässkryptogamen und dem Saugorgane der Gnetaceen bestehen bleibt zu untersuchen. Unwahrscheinlich ist dies nicht. Für die physiologische Seite der Frage ist die morphologische Bedeutung der betr. Organs natürlich gleichgiltig.

Schliesslich sei auch noch des „Fusses“ der Mooscapsel gedacht, der bei *Lebermoosen* und *Anthoceroteen* so charakteristisch ausgebildet ist, — er erscheint oft keulen-bisweilen sogar scutellumartig gestaltet — dass über seine Bedeutung als Saugorgan Zweifel nicht bestehen können und der gleichfalls aus einem Segmente der Eizelle entsteht.

## 5.

Als was haben wir nun aber das Saugorgan der Monocotylen zu betrachten?

Diese Frage drängt sich uns immer wieder auf, trotzdem sie natürlich an dieser Stelle, wo wir von der physiologischen Bedeutung dieser Organe sprechen, nur eine untergeordnete Bedeutung beanspruchen darf.

Um sie zu lösen müssen wir zunächst unseren Blick nach denjenigen Monocotylenfamilien richten, die in ihren Samen kein Speicher (Nähr)-gewebe besitzen, also auch, da es nichts auszusaugen giebt, kein Saugorgan im physiologischen Sinne besitzen können. Es sind dies die Familien der *Helobiaereihe*, die *Iuncaceen*, *Alismaceen*, *Butomeen* und *Hydrocharitaceen*, ferner die *Orchidaceen*, und endlich die Spadicifloren, die *Najadeen* und *Potamogetonaceen*, sowie einige *Araceen* ohne Nährgewebe.

Wenn wir die Samen dieser Familien zergliedern und besonders den Embryo herauslösen, finden wir, dass derselbe — wenn ich mich so ausdrücken darf — principiell nicht anders gebaut ist, als bei den endospermführenden Samen; auch bei ihm ist (wenn überhaupt im Embryo Differenzirung nachzuweisen und derselbe nicht thallomartig ausgebildet ist) die Plumula entweder von einem keulenförmigen Gebilde umscheidet (*Potamogeton*, *Najas*, *Sagittaria*, *Triglochin*) oder ein quasi-scutellumartiges Organ dem Keimling im engeren Sinne (Plumula und Radicula) seitlich angelagert (*Ruppia*, *Pothos*, *Halophila*, *Hydrocharis*). Der *Zingiberaceen*- und *Gramineen*typus wiederholt sich also hier — freilich in anderer Form. Die Analogie mit den eigentlichen Saugorganen wird aber noch grösser durch die dritte Gruppe. Ebenso wie wir bei den Saugorganen bisweilen eine nachträgliche Vergrösserung beim Keimen der Samen beobachten (*Palmen*, *Cyperaceen*, *Musa*), so gibt es auch Fälle, wo das, dem Saugorgan morphologisch äquivalente, Gebilde endospermfreier Samen beim Keimen der letzteren sich vergrössert. Es ist dies bekanntlich namentlich bei *Orchis*, *Epidendron* u. and. *Orchideen* der Fall (fig. 55—59).

Sehen wir uns zunächst die erste Gruppe von Embryonen an, bei denen ein gerades, keulen- oder kegelförmiges oder fädiges Gebilde die Plumula umscheidet. Dasselbe ist bei *Najas marin.* (fig. 49 c) kurz-kegelig, bei *Triglochin* (fig. 52 c), wo der Keimling thallomartig und undifferenziert erscheint, wie auch bei *Butomus*, *Vallisneria* und *Elodea* fingerförmig, bei *Potamogeton natans* (fig. 47 u. 48 c), *Zostera* und *Sagittaria* (fig. 46) hakenförmig gekrümmt, bei *Zanichellia* dreimal geknickt und zusammengefaltet, bei *Potamogeton densum* spiralig eingerollt. Die Keimung geht bei allen diesen Pflanzen in der Weise vor sich, dass das Würzelchen hervortritt oder vielmehr durch eine starke Streckung des zwischen der Wurzelanlage und der Plumula liegenden Hypocotyls, welches schon im ruhenden Samen relativ lang ist (*hp* in Fig. 46, 48 u 65 a) herausgeschoben wird. Erst nachdem das Würzelchen und das Hypocotyl herausgetreten ist entfaltet sich das oben beschriebene Gebilde

(fig. 64 u. 65), die Schale abwerfend, streckt sich und ergrünt blattartig und aus einer Spalte desselben tritt die Plumula hervor. Dies *ganze Verhalten deutet darauf hin, dass wir das fragile Gebilde als den Cotyledon zu betrachten haben* und in der That hat man es denn auch wohl allgemein dafür angesprochen. Auch ich schliesse mich dem unbedingt an.

Vergleichen wir mit diesen endospermfreien Samen nun die entsprechenden endospermhaltigen des *Zingiberaceentypus*. Bereits oben habe ich erwähnt, dass ein principieller morphologischer Unterschied zwischen den *ruhenden* Keimlingen dieser Gruppe und den ruhenden des Helobientypus, wie ich die vorstehend charakterisirte Gruppe nennen will, nicht besteht und in der That geht das Übereinstimmende schon auf den ersten Blick durch Vergleich der Figuren 4, 5, 12, 13, 24, 29, 30, 31 a, 36, 40, 42 und 51, die zu endospermführenden, mit den Figuren 49 und 52 die zu endospermfreien Samen mit geradem Keimling und den Figuren 14, 21 und 32 mit den Figuren 46, 48, 62, die zu Samen mit gekrümmten Keimling gehören, hervor. Ein Unterschied von (übrigens untergeordneter Bedeutung) liegt in der That nur in der relativ starken Streckung des Hypocotyls bei den endospermfreien Samen. Lässt man die Samen jedoch keimen, so tritt der Unterschied sofort klar hervor. Wie wir oben (S. 160) bei den *Zingiberaceen* gesehen haben, wird bei den Samen mit Nährgewebe der Keimling (im engeren Sinne) *durch die Streckung des Halses des Saugorgans* aus dem Samen herausgeschoben und während letzteres im Samen stecken bleibt, differenzirt sich an dem herausgetretenen Keimling Knöspchen und Wurzel schärfer (fig. 7); ersteres durchbohrt mit seinem spitzen Ende den Boden und tritt darüber hervor, letztere dringt nach unten in die Erde ein. Stets bleibt nicht nur bei den *Zingiberaceen*, sondern auch bei den übrigen *Scitamineen*, ja ich kann sagen bei *allen* Monocotylischen Samen mit Nährgewebe das Knöspchen lange Zeit noch von einem scheidigen Blatte umhüllt (fig. 8), welches erst verhältnissmässig spät von den heranwachsenden Laubblättern durchbrochen wird (fig. 9). Das ist eine bekannte Er-

scheinung. Die Ansichten gehen nur darüber auseinander als was das in dem Samen steckenbleibende Saugorgan und das das Knöspchen umhüllende Blatt zu betrachten sei.

Am verbreitetsten ist wohl bei den Morphologen die Ansicht, dass das Gebilde, welches wir seiner physiologischen Function gemäss „Saugorgan“ nannten, der *Cotyledon* sei und das die Knospe umhüllende Blattorgan das erste Blatt. Wenn man die Keimung der Monocotylen mit Nährgewebe mit denen der endospermhaltigen Dicotylen vergleicht, so kann man nicht läugnen, dass diese Deutung die natürlichste zu sein scheint, denn auch bei den Dicotylen bleiben ja oft genug die Cotyledonen so lange im Samen stecken bis sie das Endosperm aufgesaugt haben — wirken also ebenfalls als „Saugorgane“. Ein Unterschied liegt jedoch schon darin, dass das Saugorgan der Monocotylen, nachdem es bei der Keimung als solches functionirt hat mit den Samenresten abstirbt und abgeworfen wird und nur in einigen wenigen Fällen als blattartiges Gebilde hervortritt (*Allium*).

Die zweite Deutung ist die, dass das *Saugorgan ein Theil des Cotyledons* sei. Nach dieser letzteren Ansicht besteht der Cotyledon aus einem scheidigen, die Plumula umhüllenden Theile, der Keimblattscheide (Coleoptile, Pileole) und einem keuligen oder blattartigen Theile, der als Saugorgan fungirt <sup>1)</sup>.

Diese beiden Ansichten sind die herrschenden, doch bei Weitem nicht die einzigen. Andere Forscher haben nämlich das Saugorgan als eine *Wucherung der Wurzel*, noch andere als eine *Wucherung des Stengeltheiles* der Plumula aufgefasst und die Coleoptile allein als den Cotyledon angesprochen, noch andere schliessen sich der *Nägeli'schen* Ansicht an, dass der Embryo der Phanerogamen überhaupt noch keine Differenzirung in Caulom- Rhizicom- und Phyllombildungen zeige, sondern als ein Thallom aufzufassen sei, an dem sich erst diese Bildungen entwickeln.

1) Diese Anschauung vertritt auch Klebs, der die Function des Gebildes, welches wir »Saugorgan« genannt haben, ebenfalls richtig erkannt hat.



So viel sich auch für diese letztere Ansicht, die uns aller Deutungen überhebt, anführen lässt, so glaube ich doch, dass man nicht an der Nothwendigkeit vorbeikommt, sich eine bestimmte Vorstellung von den, doch oft genug klar und deutlich differenzirten, Theilen des monocotylishen Embryos bilden zu müssen. Besonders wird dies stets dann der Fall sein, wenn es sich um die Deutung der Bildungen an der Keimpflanze handelt. Die Embryonen vieler *Zingiberaceen*, *Cyperaceen*, *Aroideen* und *Restionaceen* freilich zeigen eine so geringe Differenzirung, dass man bei ihnen nicht eben selten in Zweifel gerathen kann, wie man die Theile zu deuten hat, allein schon die *Cannaceen* beispielsweise sind kaum minder klar gegliedert als die Gräser.

Vom physiologischen Gesichtspunkte aus betrachtet ist es ja ganz gleichgiltig zu welcher Gruppe morphologischer Organe das Saugorgan gehört. Denn nur zu oft hat uns die Entwicklungsgeschichte gelehrt, dass anatomisch-physiologisch gleichwerthige Bildungen entwicklungsgeschichtlich keine Einheiten bilden. Warum sollte dies nicht auch auf morphologischem Gebiete zutreffen. Sehen wir doch beispielsweise auch bei der Bildung der biologisch denselben Zwecken dienenden Nectararien die verschiedensten Theile der Blüthe sich betheiligen. So könnte ja auch hier bald der Cotyledon, bald der Radicular-, bald der Plumulartheil des Embryos ein Saugorgan erzeugen.

Dies scheint jedoch nicht der Fall zu sein. Vielmehr deuten alle Beobachtungen darauf hin, dass *der Cotyledon bei der Bildung der Saugorgane stets mehr oder weniger betheiligt ist, letztere jedoch allein den Cotyledon nicht darstellen.*

Darüber dass die *Saugorgane* der ruhenden *Zingiberaceen* samen — und aller zum *Zingiberaceentypus* gehörigen Monocotylen — Bildungen sind, die wir als dem Cotyledon der Samen des Helobientypus aequivalente, *also als Cotyledonargebilde* zu betrachten haben — darüber scheint ein Zweifel nicht zu bestehen.

Verfolgt man nun die Keimung dieser Samen, so kann man — wie mir scheint nicht minder sicher — constatiren, dass auch die Coleoptile morphologisch zu dem Saugorgane gehört,



mag dieselbe nun als eine spitze Kappe die hervortretende Knospe noch lange Zeit umhüllen, wie bei *Elettaria* (fig. 8), *Tigridia*, oder frühzeitig durchbrochen werden und nur als Manschette die Basis des jungen Pflänzchens umhüllen, wie bei *Aletris* (fig. 79 c), *Asparagus* (fig. 81), *Penellia* (fig. 71) und and. Ganz zweifellos bildet das *Saugorgan mit der Keimblattscheide* (Coleoptile) eine Einheit, nämlich den Cotyledon, überall da, wo der fadenartige Fortsatz des Saugorgans (der stark verlängerte Hals desselben) unmittelbar der Basis (*Elettaria* fig. 10, *Aristea*, *Musa*, *Tigridia* fig. 82, *Lemna* fig. 70, *Asparagus* fig. 81), dem Rücken (*Canna* fig. 20, *Hemerocallis* fig. 80, *Asphodelus microcarp.*) oder gar der Spitze (*Iris* fig. 74, *Amaryllis*, *Aletris* fig. 79, *Dianella atrata*, *Lilium* fig. 76, *Commelina* fig. 67, *Anthericum* fig. 78) der Keimblattscheide derartig angefügt ist, [resp. diese Spitze selbst darstellt (*Allium* fig. 77),] dass die Gefässbündel des Saugorgans unmittelbar in die der Coleoptile übertreten (fig. 10 und 20). Besonders eclatant ist die Sache bei *Allium* und den ähnlich wie dieses keimenden Pflanzen (*Agave*, *Asphodelus fistulos.* u. *Scilla*-Arten), wo der fadenförmige Cotyledon sich nachträglich aus dem Samen herauslöst und ergrünt<sup>1)</sup> — ganz analog wie bei den Dicotylen. Hier kann ein anderes Organ überhaupt nicht in Betracht kommen, beide, Keimblattscheide und Saugorgan, gehören untrennbar zu einander.

Das Gleiche wie von den Monocotylen, die zu dem *Zingiberaceentypus* gehören — es ist dies die überwiegende Mehrzahl aller — gilt von denen, die zum Palmentypus gehören d. h. deren Saugorgan sich nachträglich stark vergrößert.

Bei der Dattelpalme, wo der verlängerte Hals des Saugorgans hohl ist und lange Zeit die Plumula noch einschliesst kann kein Zweifel bestehen, dass Saugorgan und hohler Fortsatz zu einander gehören. Aber auch bei den Palmen, die analog den *Zingiberaceen* aus den Schale hervorbrechen und deren Keimblattscheide die Basis der jungen Keimpflanze manschettenartig umhüllt (*Areca*, *Elaeis*) bin ich nicht im Zweifel geblieben, dass

1) Vergl. Sachs, Keimung von *Allium Cepa*. Botan. Zeit. 1863. Taf. III. fig. 5. u 6.

Coleoptile und Saugorgan morphologisch zusammen gehören. Das Gleiche gilt von *Musa* und den *Cyperaceen*.

Sehr viel schwieriger liegen die Dinge bei den Familien, die zum *Gramineentypus* gehören und in der That hat denn auch das *Scutellum* bis auf den heutigen Tag die verschiedenartigsten Deutungen erfahren <sup>1)</sup>. Ohne erneute eingehende Nachuntersuchungen möchte ich ein eigenes Urtheil in dieser Sache nur mit Vorbehalt aussprechen. Doch darf ich bemerken, dass ich aus einer ganzen Reihe von Beobachtungen den Eindruck gewonnen habe, dass *die Coleoptile jedenfalls ein Cotyledonarorgan ist*, wie bei den übrigen Monocotylen mit Nährgewebe, — ob auch das *Scutellum* zum Cotyledon gehört oder ein angeschwollenes Hypocotyl ist, möchte ich noch unentschieden lassen — es allein als Cotyledon anzusprechen und die Coleoptile als erstes Blatt, dafür scheinen mir aber weder in der Entwicklungsgeschichte noch im anatomischen Befunde Beweismaterialien zu liegen, noch auch spricht die Analogie mit den übrigen Monocotylen dafür <sup>2)</sup>. Ist das *Scutellum* ein angeschwollenes Hypocotyl, so würden die Gräser die einzige Ausnahme von den übrigen Monocotylen bilden, bei denen allen das Saugorgan ein Theil des Cotyledons ist. Principiell liegt kein Grund vor anzunehmen, dass das Saugorgan *immer* ein Cotyledonargebilde sein müsse, vielmehr ist die Möglichkeit, dass auch einmal ein anderes Organ zum Saugorgane werden könne, von vornherein zuzugeben. Unterliegt es doch z. B. keinem Zweifel, dass das Saugorgan der Gefässkryptogamen ein den Wurzelgebilden nahe stehendes Organ ist. Freilich wird man wohl stets, wenn man hunderte von verschiedenen Monocotylen samen vergleichend untersucht hat, der Gärtner- van Tieghem'sche Ansicht <sup>3)</sup> zuneigen, dass *Coleoptile und Scutellum gemeinsam den Cotyledon bilden*,

1) Holzner hat diese Deutungen a. a. O. S. 16 zusammengestellt.

2) In den von mir gemeinsam mit Frank herausgegebenen pflanzenphysiologischen Wandtafeln habe ich die Coleoptile als Cotyledon bezeichnet und das Scutellum als eine Bildung sui generis ohne bestimmte Deutung aufgeführt.

3) Gärtner, de fructibus et seminibus 1788. I. pag. CXLIX, van Tieghem, observations anatomiques sur le Cotyledon des graminées. Ann. sc. nat. Sér. V. T. XV. 1872.

welche Ansicht ja auch durch die Entwicklungsgeschichte des Embryos unterstützt wird <sup>1)</sup>).

Noch schwieriger ist die Deutung bei den dem *Gramineen*-typus entsprechenden endospermfreien Monocotylen (*Ruppia*, *Hydrocharis*, *Orchis*, *Pothos*). Den Bau des Samenkerns dieser Pflanzen kann man von dem der *Gramineen* in der Weise ableiten, dass man sich das Scutellum der letzteren so stark vergrößert denkt, dass es den Samen vollständig ausfüllt also das Nährgewebe gänzlich verdrängt — besonders bei *Pothos* und *Ruppia* ist dieser Vergleich frappant. — Den so entstehenden, relativ mächtigen Gewebskörper (fig. 53 *hyp*, fig. 50 *sc*, fig. 44 u. 45 *sc*) hat man „angeschwollenes hypocotyles Glied“ oder „Keimaxe“, „Keimkörper“, bei *Orchis*, wo der Keimling thallomartig ist und dies Gebilde sich erst bei der Keimung vergrößert (fig. 56—59) „Keimknöllchen“ genannt. Im Grossen und Ganzen war man wohl stets der Ansicht, dass er als angeschwollenes Hypocotyl zu betrachten sei.

Verfolgt man die Keimung dieser Pflanzen, so zeigt es sich, dass sowohl bei *Ruppia*, *Hydrocharis*, *Orchis* und *Pothos*, wie auch bei *Halophila* (fig. 60 und 61) und *Zostera*, wo die Sachen ähnlich liegen, die Verhältnisse analoge sind wie bei den Gräsern z. B. dem Mais und dem Weizen, d. h. dass die Coleoptile (fig. 58 *c*, fig. 59 *c*, fig. 54 *cot.*, fig. 60 *cot.*) sicher als Cotyledon anzusprechen ist und dass es auch hier noch weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben muss zu entscheiden, ob der angeschwollene Gewebskörper wirklich ein Hypocotyl oder nur die angeschwollene Basis des Cotyledons oder — und dieser Ansicht neige ich mich wenigstens für *Ruppia* und die *Orchideen* zu — beides d. h. also als entstanden zu denken ist durch Verwachsung von Hypocotyl und Cotyledonarbasis. Für erstere Anschauung spräche der Umstand, dass bei der Keimung, wie dies ja auch bei einigen Gräsern und den *Gnetaceen* beobachtet wird, die Basis der Coleoptile von dem angeschwollenen Gewebskörper durch ein sich streckendes Stengelorgan getrennt wird.

---

1) Hegelmaier, Bot. Zeit. 1874. S. 661.

Jedenfalls wird die hier noch offen gelassene Frage für die genannten Pflanzen im Zusammenhange zu lösen sein <sup>1)</sup>. Sie gewinnt dadurch noch besonderes Interesse, dass zwischen dem *Keimknöllchen* (A. Meyer) der Orchideen und dem *Protocorme* (Treub) der *Lycopodiaceen* offenbare Analogien bestehen, auf die ja bereits Treub <sup>2)</sup> hingewiesen hat, und dass nach meiner, namentlich auf der Vergleich mit den Gramineen basirter, Auffassung <sup>3)</sup> alle diese Organe physiologisch als „*functionslose Saugorgane*“ zu betrachten sind, die als vorübergehende Speicher von Reservestoffen und Wasser, als „*transitorische Reservebehälter*“ <sup>4)</sup>, fungiren. Dabei erscheint es von untergeordneter Bedeutung, ob sie schon im Samen entwickelt sind oder sich erst bei der Keimung mächtiger entwickeln.

Als *wesentliche Resultate* des zweiten bis fünften Abschnittes vorstehender Mittheilung sind folgende Sätze hervorzuheben:

1) *Alle* Monocotylen samen mit Speicher (Nähr-) Gewebe — Endosperm, Perisperm — besitzen ein *Saugorgan*, welches bei der Keimung im Samen stecken bleibt und das Nährgewebe aussaugt.

2) Das Saugorgan ist im ruhenden Samen bald scutellumartig (*Gramineentypus*: Gramineen, Centrolepis), bald keulenförmig, blattartig oder fädig (*Zingiberaceentypus*: Zingiberaceen, Marantaceen, Cannaceen, Liliaceen, Irideen, Amaryllideen, Restiaceen, Aroideen, Juncaceen, Bromeliaceen u. and.), bald der Form nach unbestimmt und kurz. Im letzterem Falle vergrößert es sich stark beim Keimen des Samens und dringt tief in das Endosperm ein (*Palmentypus*: Palmen, Cyperaceen, Comelinaceen, Musa). Die Epidermis des Saugorgans ist bald papillös bald nicht.

3) Dem Saugorgane der Monocotylen entspricht ein solches

1) Auf das Uebereinstimmende in der Keimung der Gräser und *Ruppia*, *Zostera* etc. hat schon Irmisch (Flora 1851) und Hofmeister (Bot. Zeit. 1852) hingewiesen.

2) Annal. d. jard. botan. de Buitenzorg VIII. S. 24.

3) Sitzungsber. d. Berliner Akademie. 1890. Febr.

4) Angewandte Pflanzenanatomie. S. 451.



bei den *Gnetaceen* und *Cycadeen*, ebenso ist der „Fuss“ des Embryos bei den Gefässkryptogamen und der „Fuss“ der Mooscapsel als Saugorgan zu betrachten.

4) Vergleichende Untersuchungen aller Monocotylen-Familien lehren, dass das bei den endospermfreien Familien (Abtheilung *Heliobiae* und *Najadeen*) und Gattungen auftretende, die Plumula bescheidende, meist keulige Organ, (*c* und *cot.* in den Figuren) sicher der *Cotyledon* ist und dass andererseits bei dem *Zingiberaceen*- und *Palmentypus* der Samen mit Nährgewebe ein Zweifel darüber nicht bestehen kann, dass *das Saugorgan und die Keimblattscheide* (Coleoptile, Cotyledonarscheide, Pileole, *c* und *cot.* in den Figuren) *eine Einheit, nämlich den Cotyledon* bilden, letzterer also aus einem scheidigen, die Plumula anfänglich umhüllenden (Coleoptile), aus einem im Samen steckenbleibenden (Saugorgan) und einem diese beiden verbindenden fädigen Theile (dem verlängerten „Halse“ des Saugorgans) besteht.

5) Auch bei dem Gramineentypus und den Samen mit sog. „angeschwollenem Hypocotyl“ (S. 178) ist die Coleoptile der Cotyledon, die morphologische Bedeutung des Scutellums und des sog. „angeschwollenen Hypocotyls“ ist noch fraglich. Den Cotyledon allein stellen sie keinesfalls dar.

6) Bei einigen Monocotylenfamilien ist der Samen mit sog. Deckeln oder Pfröpfen ausgerüstet, die zur Erleichterung der Keimung und Sicherung der vollständigen Ausnutzung des Nährgewebes dienen.



# ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

## Tafel XX.

- Fig. 1.** *Elettaria speciosa*. *O* Obere Partie des Samens. Früheres Entwicklungsstadium. *Ss* Samenschale. *R* Gelenkpartie, woselbst sich der Pfropf ablöst. *P* Perisperm. *En* Endosperm. *E* Embryo.
- Fig. 2.** Dieselbe Partie des reifen Samens. *Ar* Arillus. *Pf* Pfropf. *P* Perisperm, *En* Endosperm. *S* Saugapparat. *H* Hals. *E* Embryo (im engeren Sinne).

## Taf. XXI.

- Fig. 3.** *Elettaria speciosa*. Unreifer Same. Längsschnitt. *S* Samenschale, sonst Bezeichnung wie in Fig. 2. Die Puncturung zeigt die Vertheilung der Stärke.
- Fig. 4.** *Elettaria speciosa*. Reifer Same. Längsschnitt. Bezeichnung wie in Fig. 2.
- Fig. 5.** *Elettaria Cardamomum*. Reifer Same. Längsschnitt. Bezeichnung wie in Fig. 2.
- Fig. 6.** *Elettaria speciosa*. Embryo mit Endosperm. Saugapparat unten verbreitert.
- Fig. 7—9.** Keimungsstadien des Samens von *Elettaria speciosa*. In Fig. 9 der Cotyledon durchbohrt.
- Fig. 10.** Keimungsstadium von Fig. 8 längsdurchschnitten. *P* Perisperm, *S* im Samen steckenbleibender Saugapparat, *H* stark gestreckter Hals, *C* Cotyledon, *W* Wurzel.

## Taf. XXII.

- Fig. 11.** *Alpinia nutans*. Längsschnitt durch den Samen. Bezeichnung wie in Fig. 2.
- Fig. 12.** *Ammomum dealbatum*. Längsschnitt durch den Samen. Bezeichnung wie in Fig. 2.
- Fig. 13.** *Heliconia bicolor*. Längsschnitt durch den Samen. Bezeichnung wie in Fig. 2.
- Fig. 14.** *Clinogyne spec.* Längsschnitt durch den Samen. Bezeichnung wie in Fig. 2.
- Fig. 15.** *Musa Ensete*. Längsschnitt durch den Samen. Bezeichnung wie in Fig. 2.
- Fig. 16.** Der Embryo des gleichen Samens stärker vergrößert. *S* Saugapparat. *W* Wurzel. *P* Plumula.
- Fig. 17.** Das Saugepithel des Saugapparates desselben.

## Taf. XXIII.

- Fig. 18.** *Canna spectabilis*. Die obere Partie des Samens im Längsschnitt. *P* Perisperm. *S* Saugapparat. *E* Embryo (im engeren Sinne). *L* Lücke in der Samenschale.
- Fig. 19.** *Canna flavesceus*. Same gekeimt. *C* Cotyledon, noch undurchbohrt und geschlossen. *S* Saugapparat im Perisperm stecken bleibend.
- Fig. 20.** Ein etwas weiter vorgerücktes Keimungsstadium derselben Pflanze im Längsschnitt. Der Cotyledon (*C*) ist durchbrochen. Deutlich ist der Zusammenhang zwischen Cotyledon und Saugapparat (*S*). *W* Wurzeln.

**Fig. 21.** *Maranta* spec. Längsschnitt durch den Samen. Bezeichnung wie in Fig. 2.

**Fig. 22.** Die Spitze des Keimlings stärker vergrößert. *pf.* Pfropf. *W.* Würzelchen.

**Fig. 23.** *Clinogyne* spec. Keimling (aus Fig. 14) stärker vergrößert. *S.* Saugapparat. *E.* Embryo (im engeren Sinne). *H.* Hals.

#### Taf. XXIV.

In allen Figuren bedeutet *S* Saugapparat, *C* Cotyledon, *P* Perisperm, *En.* Eudosperm, *Pf* Pfropf, *E* Embryo im engeren Sinne, *W* Würzelchen, *P* Plumula, *V.* Vegetationspunct derselben, *H* Hals.

##### SAMEN MIT NÄHRGEWEBE.

**Fig. 24.** *Ravenala madagascariensis*. Längsschnitt durch den Samen.

**Fig. 25.** Oberer Theil des Keimling desselben Samens.

**Fig. 26.** *Doryanthes Palmeri*. Längsschnitt durch den Samen.

**Fig. 27.** Keimling desselben Samens stärker vergrößert.

**Fig. 28.** Spitze des Keimlings noch stärker vergrößert.

**Fig. 29.** *Leucojum vernum*. Längsschnitt durch den Samen.

**Fig. 30.** *Dracaena arborea*. Längsschnitt durch den Samen.

**Fig. 31a.** *Strelitzia reginae*. Längsschnitt durch den Samen.

**Fig. 31b.** Oberer Theil des Keimlings stärker vergrößert.

**Fig. 32.** *Tachyphrynium Danckelmannianum*. Längsschnitt durch den Samen.

**Fig. 33.** *Phrynium* spec. Längsschnitt durch den Samen.

**Fig. 34.** *Dioscorea hirsuta*. Keimling (aus dem Endosperm herauspräparirt) im Längsschnitt.

**Fig. 35.** *Cladium Mariscus*. Same im Längsschnitt.

**Fig. 36.** *Restio recurvus*. Längsschnitt durch den Samen.

**Fig. 37.** *Cinnamois virgata*. Längsschnitt durch den Samen.

**Fig. 38.** *Carex livida*. Keimling herauspräparirt.

**Fig. 39.** *Arum orientale*; Längsschnitt durch den Samen.

**Fig. 40.** Keimling stärker vergrößert.

**Fig. 41.** *Centrolepis tenuior*. Same im Längsschnitt.

**Fig. 42.** *Iris germanica*. Same im Längsschnitt.

**Fig. 43.** Spitze des Keimlings stärker vergrößert.

##### SAMEN OHNE NÄHRGEWEBE.

**Fig. 44.** *Pothos insignis*. Längsschnitt durch den Samen. *Sc* der den Samen fast ganz ausfüllende scutellumartige Cotyledonartheil des Embryos.

**Fig. 45.** Der untere Theil des Samens stärker vergrößert.

**Fig. 46.** *Sagittaria sagittaeifolia*, Keimling im Längsschnitt.

**Fig. 47.** *Potamogeton natans*. Same im Längsschnitt.

**Fig. 48.** Keimling derselben Pflanze im Längsschnitt.

**Fig. 49.** *Najas marina*. Keimling im Längsschnitt.

**Fig. 50.** *Hydrocharis morsus ranae*. Keimling im Längsschnitt. *sc* wie in fig. 44.

#### Taf. XXV.

**Fig. 51.** *Sparganium ramosum*. Keimling im Längsschnitt.

**Fig. 52.** *Triglochin*. Keimling herauspräparirt.

**Fig. 53.** *Ruppia maritima*. Embryo im Längsschnitt. *pl* Plumula. *r* Würzelchen. *hyp* seitliche Anschwellung des sog. hypocotylen Gliedes (nach Irmsch).

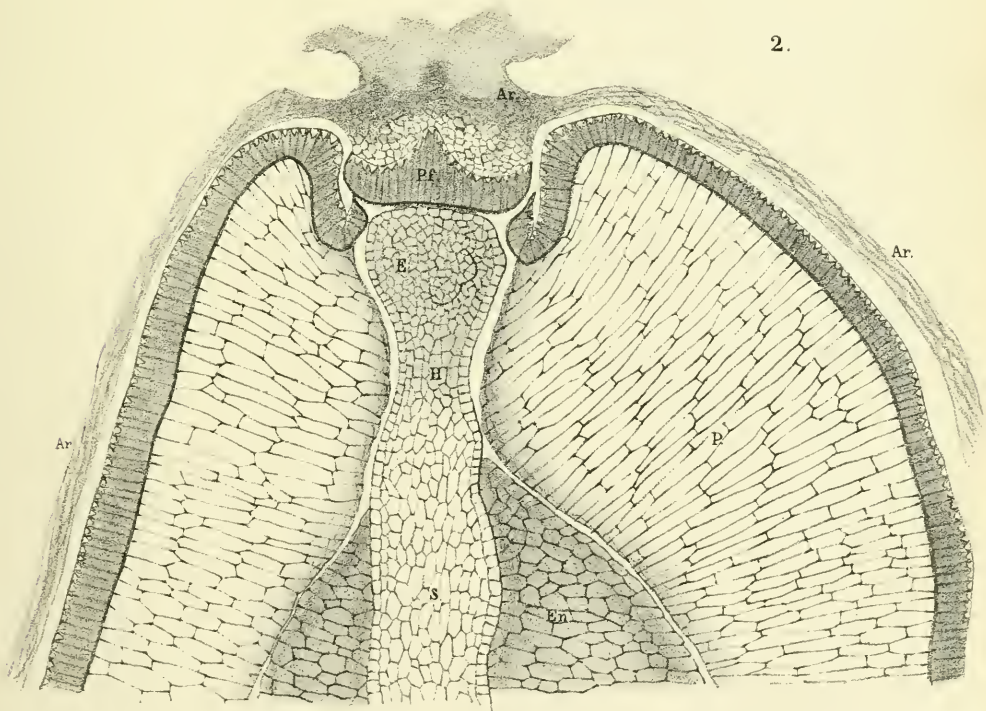
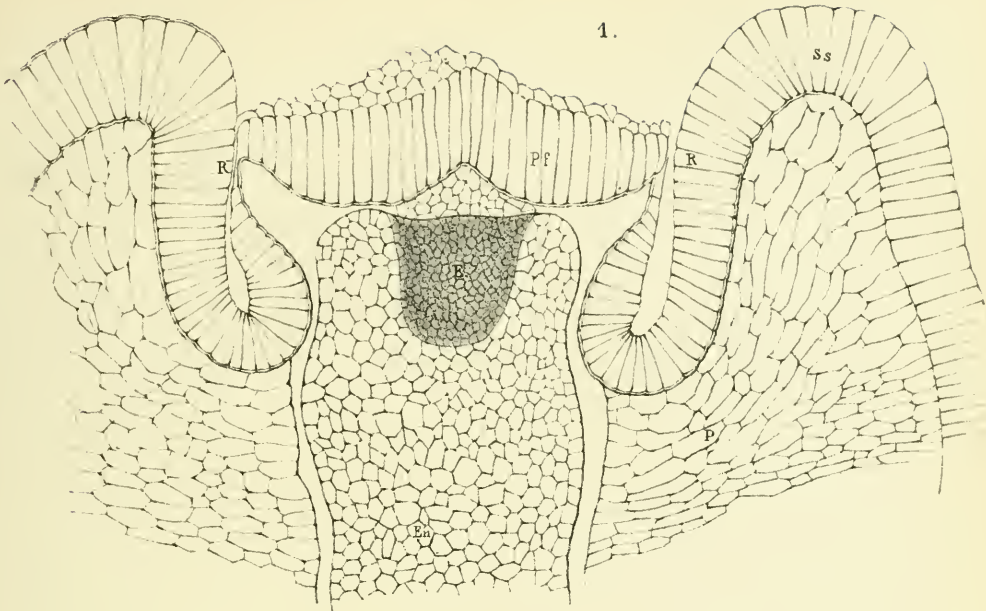
**Fig. 54.** *Cymodocea*. Keimender Same, Längsschnitt. Bezeichnung wie in Fig. 53.

**Fig. 55.** *Orchis militaris*. Junges Keimpflänzchen. *a* Knospe. *ws* »Keimknöllchen« (A. Meyer).

**Fig. 56.** Längsschnitt dadurch, Bezeichnung wie in Fig. 55.

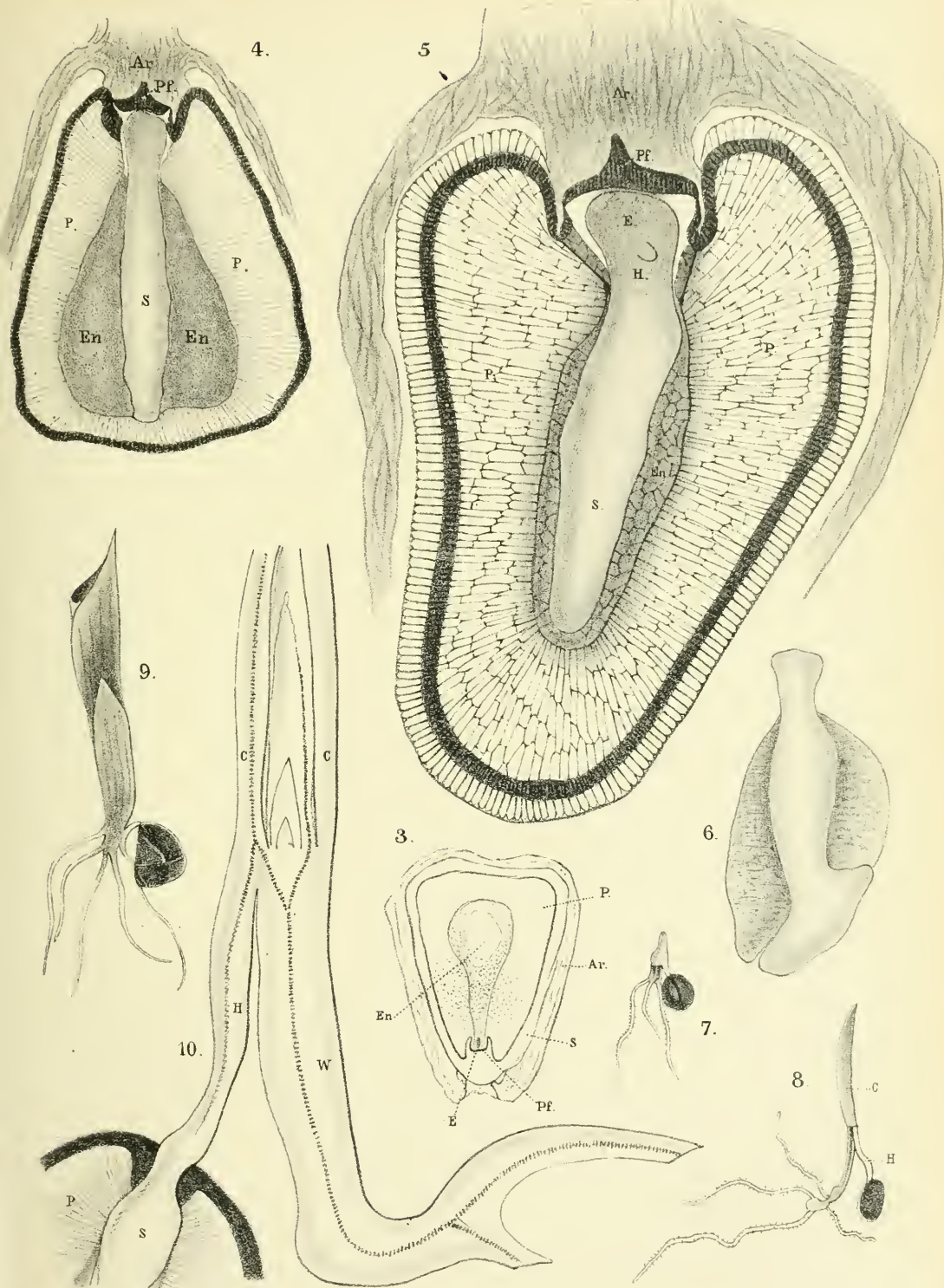
**Fig. 57.** Aelteres Keimpflänzchen in natürlicher Grösse.

**Fig. 58.** Stärker vergrößert im Längs-







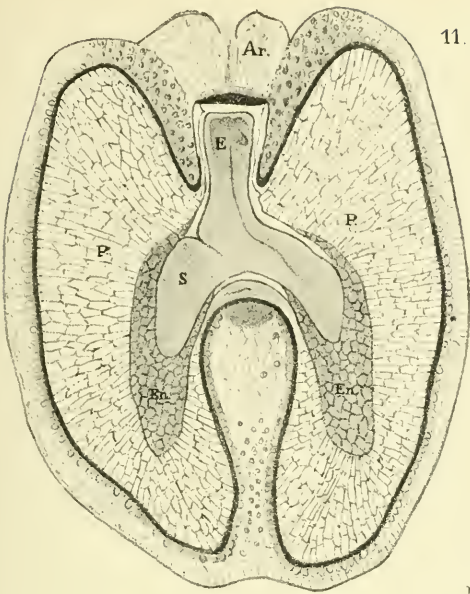


A.Tschirch del.

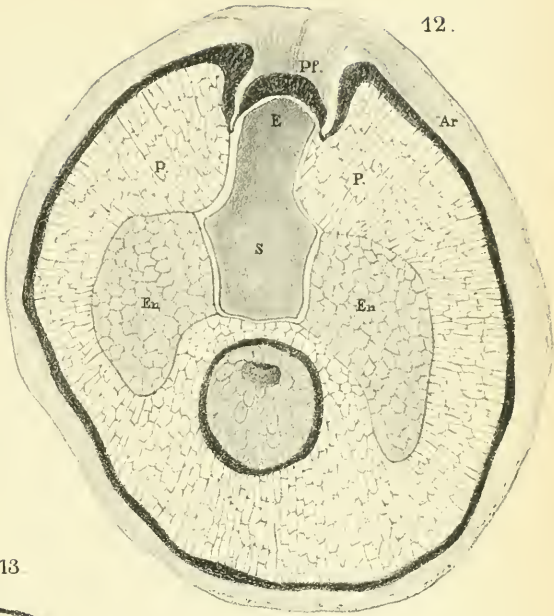
P.W.M. Trap impr.





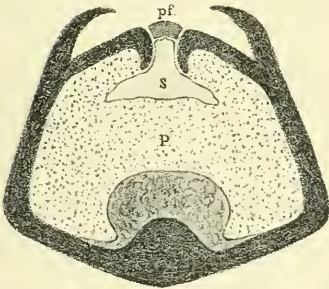


11.

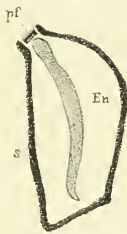


12.

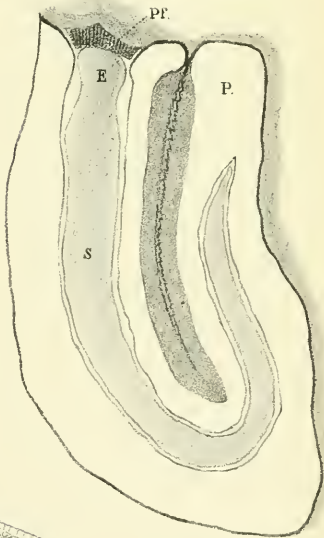
15.



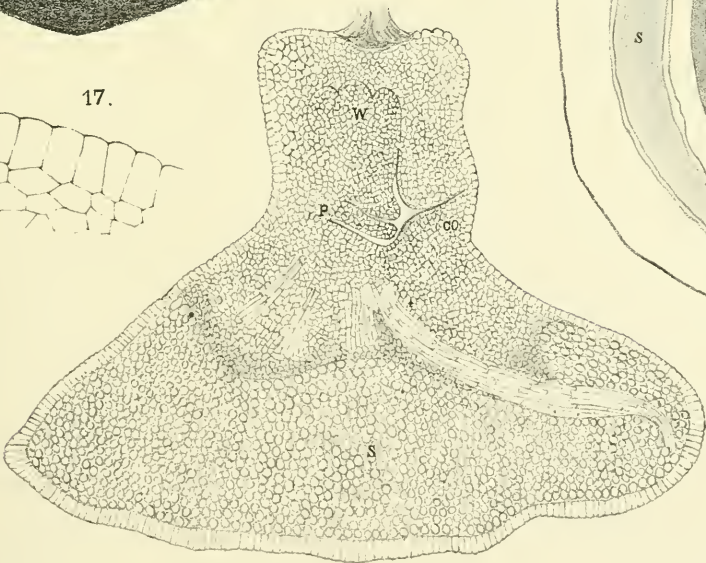
13.



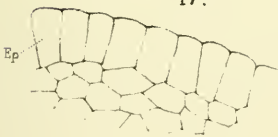
14.



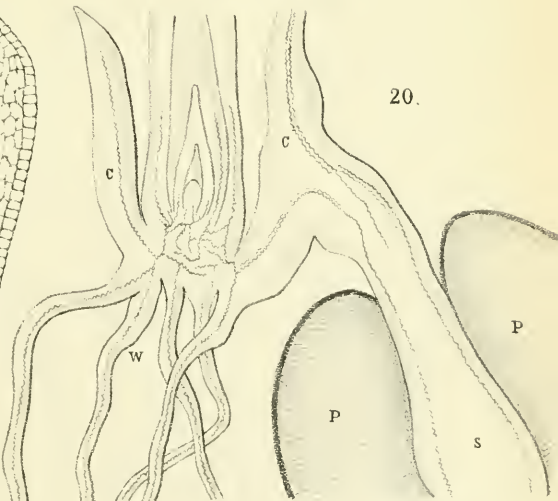
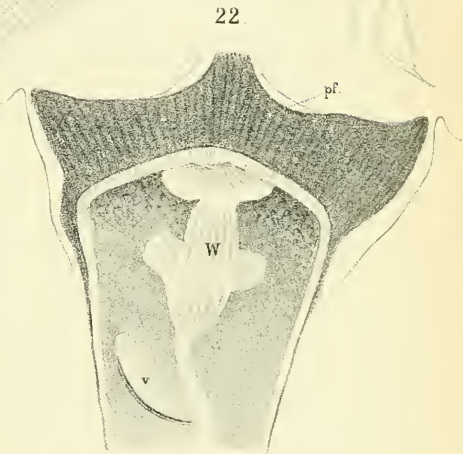
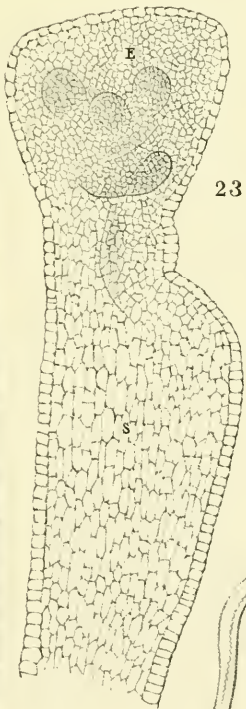
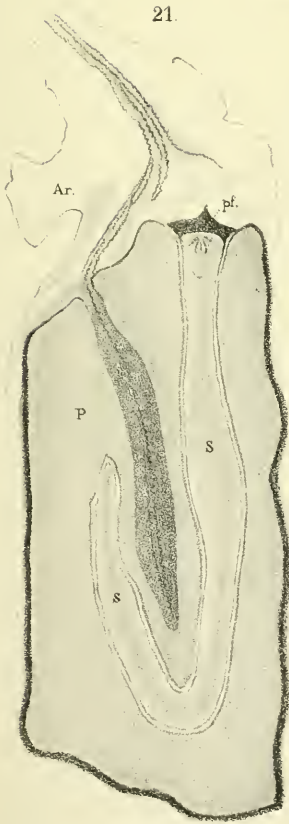
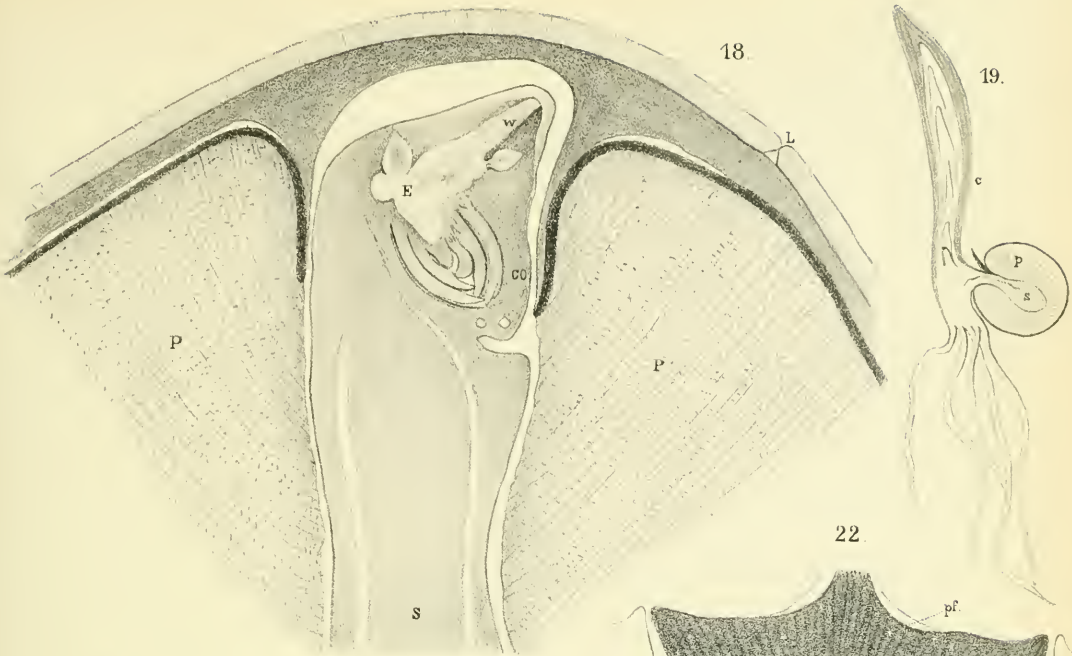
16.



17.





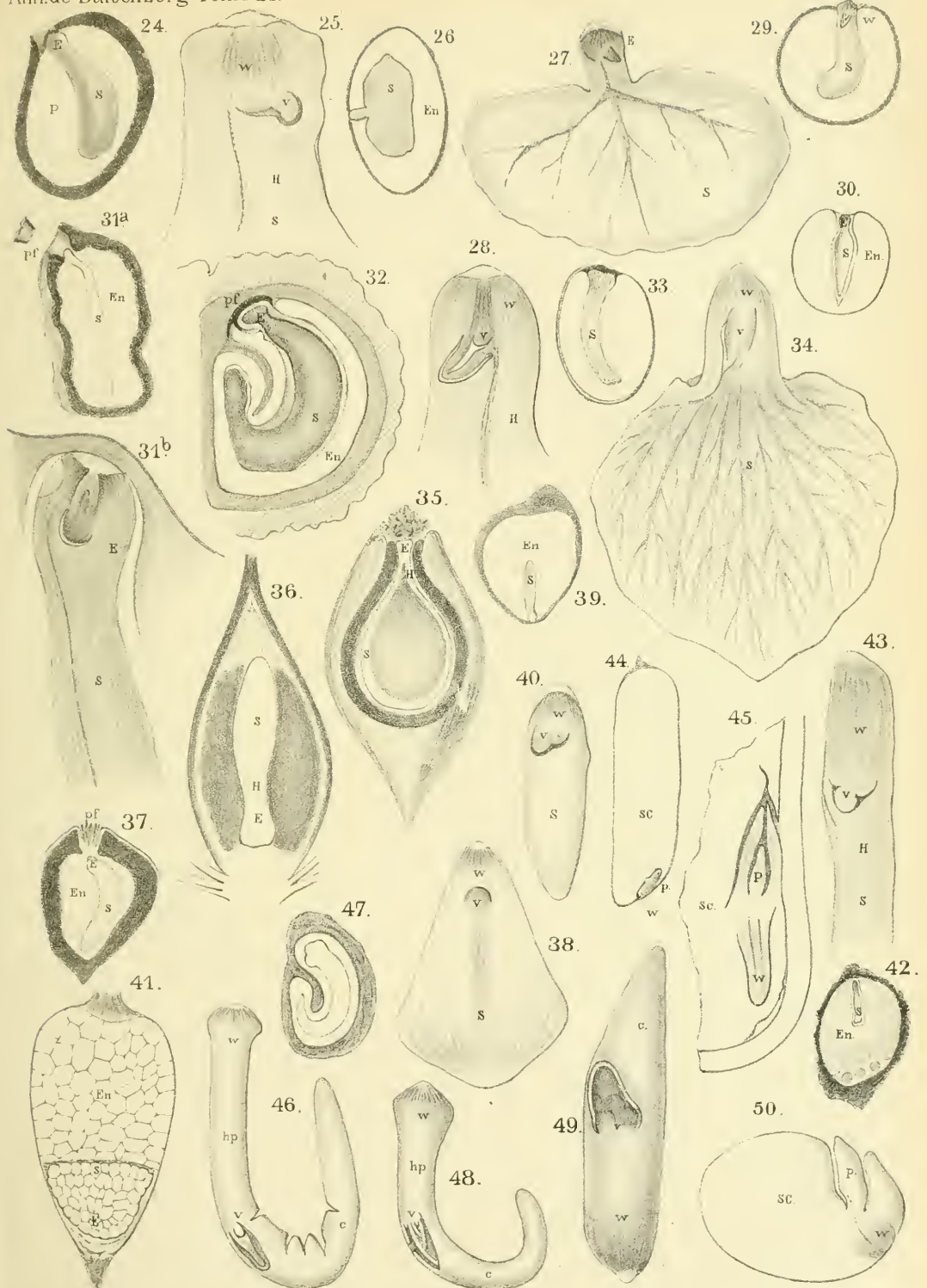


A.Tschirch del.

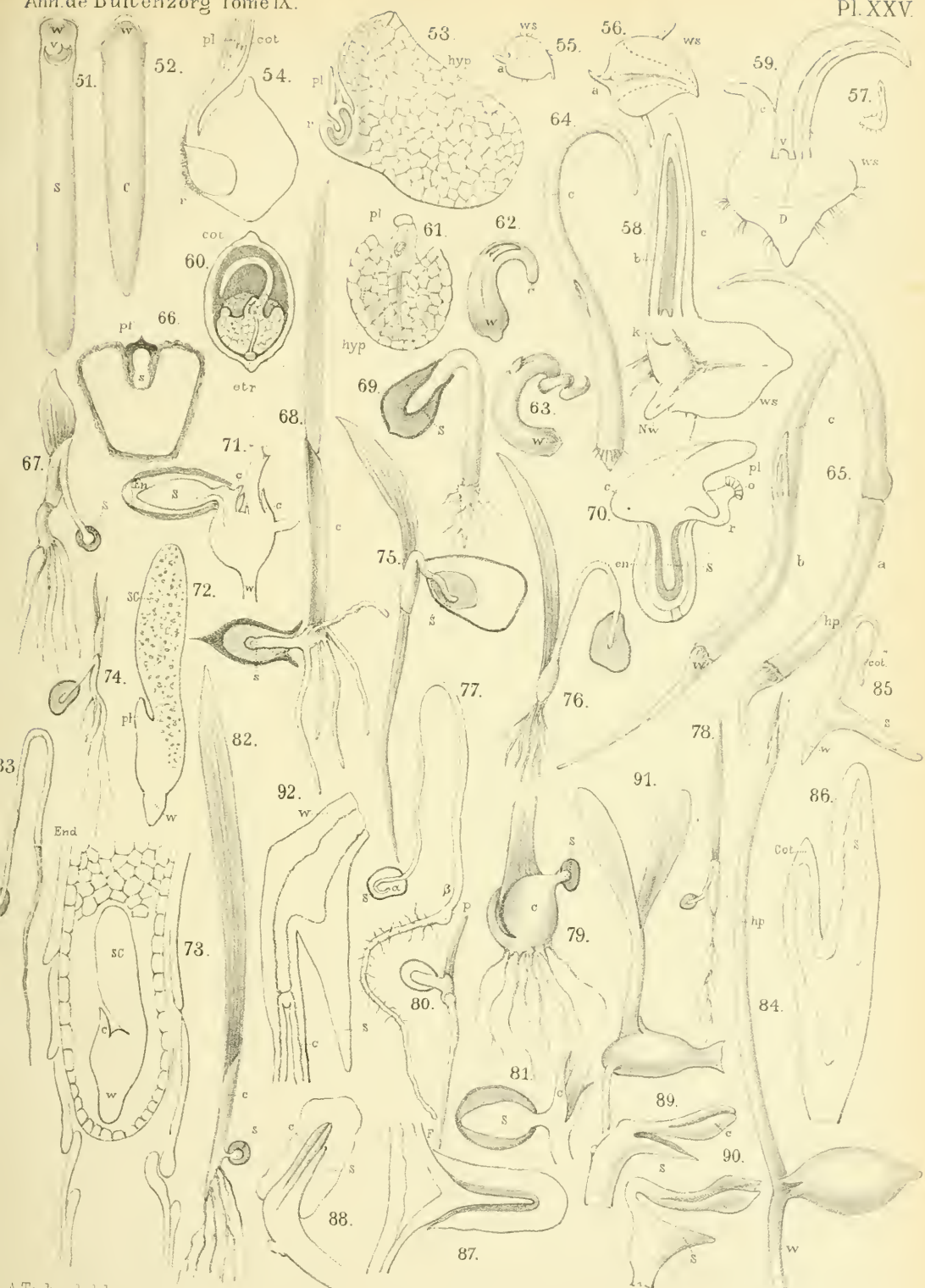
P.W.M. Trap impr.











A. Tschirch del.

A. J. J. Wendel lith.

P. W. M. Trap impr.



- schnitt. *C* Cotyledon, *b* junge Blätter. *K* Anlage der Knollwurzel. *Nw* Nebenwurzel. *ws* »Keimknöllchen“.
- Fig. 59.** *Epidendrum*. Keimpflanze. *ws* »Keimknöllchen“, dessen unterer Theil *D* mit dichterem Zellinhalte versehen ist. *c* Cotyledon. *v* Vegetationspunct.
- Fig. 60.** *Halophila ovalis*. Same im Längsschnitt. *etr* Keimlingsträger. *cot* Cotyledon.
- Fig. 61.** Unterer Theil des Keimlings stärker vergrößert. *pl* Plumula. *hyp* »hypocotyles Glied“ (Balfour).
- Fig. 62.** *Potamogeton natans*. Keimling ungekeimt.
- Fig. 63.** *Potamogeton spec.*
- Fig. 64.** *Butomus umbellatus*. Keimling
- Fig. 65.** *Alisma Plantago*. *a* junges, *b* späteres Keimungsstadium.
- Fig. 66.** *Tradescantia erecta*. Längsschnitt durch den Samen.
- Fig. 67.** *Commelina tuberosa*. Gekeimter Same.
- Fig. 68.** *Carex maxima*. Vorgeschrittenes Keimungsstadium.
- Fig. 69.** *Juncus bufonius*. Gekeimter Same.
- Fig. 70.** *Lemna minor*. Längsschnitt durch den gekeimten Samen. *s* Saugorgan. *c* Cotyledon. *pl* Plumula. *r* Radicula. *o* »Operculum“ (Deckel). *en* Endosperm.
- Fig. 71.** *Penellia tubifera*. Längsschnitt durch den gekeimten Samen.
- Fig. 72.** *Caraguata ligulata*. Keimling im Längsschnitt. *sc* Saugapparat. *pl* Plumula.
- Fig. 73.** *Guzmania tricolor*. Längsschnitt durch die Samenbasis.
- Fig. 74.** *Iris sibirica*. Gekeimter Same.
- Fig. 75.** *Amaryllis vittata*. Dasselbe.
- Fig. 76.** *Lilium bulbiferum*. Dasselbe.
- Fig. 77.** *Allium Cepa*. Dasselbe.
- Fig. 78.** *Anthericum annuum*. Dasselbe.
- Fig. 79.** *Aletris capens*. Dasselbe.
- Fig. 80.** *Ilemerocallis flav.* Dasselbe.
- Fig. 81.** *Asparagus officinal.* Dasselbe.
- Fig. 82.** *Tigridia pavonia*. Dasselbe.
- Fig. 83.** *Asphodelus fistulosus*. Dasselbe.
- Fig. 84.** *Gnetum Gnemon*. Dasselbe. *hp* Hypokotyl.
- Fig. 85.** Gekeimter Keimling, herauspräparirt, *cot* Cotyledonen. *s* Saugapparat.
- Fig. 86.** Ruhender Keimling, stärker vergrößert, *s* Saugapparat.
- Fig. 87.** *Welwitschia mirabilis*. Keimender Same in Längsschnitt.
- Fig. 88—91.** Weitere Keimungsstadien. *s*. Saugapparat »Feeder“ (nach Bower). *c* Cotyledonen.
- Fig. 92.** Keimling stärker vergrößert im Längsschnitte.

N. B. Die Figuren 53 und 71 nach Irmisch, die Fig. 54 nach Bornet, die Fig. 55—59 nach A. Meyer, Fig. 61 nach Balfour, Fig. 62—69, 75, 79, 82 und 83 nach Mirbel, Fig. 70 nach Hegelmaier, Fig. 72 und 73 nach Wittmack, Fig. 74, 76 und 80 nach Tittmann, Fig. 84—92 nach Bower, resp. mit Benutzung der betr. Figuren gezeichnet.



# UEBER DIE SPECIES IN DER GATTUNG RAFFLESIA, INSONDERHEIT UEBER DIE AUF DEN PHILIPPINEN SICH FINDENDEN ARTEN

VON

H. GRAF ZU SOLMS-LAUBACH.

---

Wenn ich in den nachfolgenden Zeilen auf einen Gegenstand zurückkomme, über den bereits eine so ausgedehnte Literatur existirt, wie über die Species der Rafflesien, so wird das immerhin einer kurzen Motivirung bedürfen. Seit dem Jahr 1866 bin ich vielfach mit Untersuchungen über Parasiten beschäftigt gewesen; die Rafflesien hatten von Anfang an meine ganz besondere Aufmerksamkeit auf sich gezogen, wenschon meine erste darauf bezügliche Publication erst 1874 erschien. Ich habe seither den Gegenstand niemals aus den Augen gelassen, die gesammte zum Theil sehr wenig bekannte und schwierig zu beschaffende Literatur zusammengebracht, gelegentlich meiner Reisen in allen Museen die vorhandenen Materialien wiederholt studirt, auch selbst ein reiches Material verschiedener Formen allmählig aufgesammelt. Ich bin den verschiedensten Herren Sammlungsvorständen für die Liberalität, mit der sie mir die Benützung ihrer Schätze erlaubt, mir auch von denselben mitgetheilt haben, zum grössten Dank verpflichtet. In erster Linie gebührt derselbe den Herren Carruthers, Suringar und Beccari, in deren Händen die wichtigsten Materialansammlungen Europas sich befinden, dann Herrn Dr. Warburg, dessen Philippinische Ausbeute, meiner Untersuchung in toto zur Disposition gestellt,

den unmittelbaren Anstoss zur Fertigstellung dieser Arbeit gegeben hat.

Fast sämmtliche vorhandenen Arbeiten über Rafflesien leiden an einem und demselben Fehler. Ihre Autoren beschreiben einzelne Arten, ohne die übrigen, die zum Vergleich herangezogen werden, ex autopsia zu kennen. Es kommt dazu noch dass viele derselben auf schlechtes und ungeeignetes Material gegründet sind, ein Umstand der ihre Benutzbarkeit sehr beeinträchtigt und über den ich mich bereits in der bot. Ztg. 1885 p. 507 gelegentlich eines Referates über Hieronymus <sup>1)</sup> Arbeit zur Genüge ausgesprochen habe. Daher denn die zahlreichen Discordanzen in den Angaben, die ihrerseits zur Quelle neuer Zweifel und Discussionen geworden sind. Und da ich auf Grund meiner ausgedehnten bezüglichlichen Studien wohl mehr als ein anderer darüber urtheilen, da ich die Lösung dieser Fragen in befriedigender Weise bringen kann, so glaubte ich dass es an der Zeit sei mit meinen bezüglichlichen Auseinandersetzungen hervorzutreten. Den unmittelbaren Anstoss zur Inangriffnahme der Redaction dieser Blätter gab mir, wie gesagt, die grosse Reihe von wundervoll conservirten Knospen der noch kaum bekannten Raffl. Schadenbergiana Göppert, die ich Herrn Warburgs Freundlichkeit verdanke.

Dass auf den Philippinen Rafflesien wachsen ist seit lange bekannt, die erste derselben wurde von Teschemacher <sup>1)</sup> im Jahre 1842 beschrieben und R. Manilana benannt. Ihm lagen neben einer zerschnittenen Columna zwei durchgeschnittene Knospen vor, die er direkt von den Philippinen erhalten hatte und die von der Insel Leyte stammten. Die Existenz der Rafflesien auf den Philippinen war damals vor nicht langer Zeit, wahrscheinlich durch Hugh Cuming festgestellt worden, der die Inseln von 1836 bis 1839 bereiste. Wir wissen durch Blanco <sup>1)</sup> ed. III dass dieser dieselben an den Bergen von Basei auf Leyte sowohl, als auch in der Provinz Zambales gefunden hat. Was von seiner Ausbeute erübrigt, wird im British Museum verwahrt, es sind eine Anzahl Exemplare von der Insel Saman und andere bei denen leider keine Fundortsangaben vorliegen. Alle diese Exem-

plare sind von verhältnissmässig bescheidenen Dimensionen. Es scheint aber dass Cuming um Basei auf Leyte noch ausserdem eine ganz grosse Art (die *R. Schadenbergiana*?) gefunden hat, von der es ihm vielleicht nicht gelungen ist Materialien zu conserviren. Denn Blanco sagt: <sup>1)</sup> ed. III »En el mismo sitio (Leyte) las habia cogido antes el Signor Cuming, naturalista inglés, quien habló con migo con entusiasmo de estas flores monstruosas. Me dijo que tenian tres piés o más de diametro." Das passt durchaus nicht auf die von ihm dem British Museum überlieferten Exemplare. Diese wunderbaren Blumen mussten natürlicher Weise das Interesse der naturforschenden Franziskanermönche, die sich um den Pater Blanco damals scharten, in hohem Grade erwecken, und so konnte dieser über zwei weitere Funde aus dem Jahre 1840 berichten. Im März dieses Jahres nämlich hatte der Pater Pedro Navarro Cuming's Fundort auf Leyte besucht und eine kleinblüthige *Rafflesia* mitgebracht, von der er fünf einer Nährwurzel aufsitzende Knospen an Blanco sandte. Und am 22<sup>ten</sup> April 1840 sammelte der Pater Azaola eine desgleichen am Hang des Berges Majayhay, eines erloschenen Vulkans auf Luzon an der Laguna de Bay, der auch Banáhan genannt wird.

In seiner 2<sup>ten</sup> Auflage beschrieb nun Blanco seine *Raff. Philippensis* die auf die Exemplare des Paters Navarro von Leyte begründet wurde. Im 5<sup>ten</sup> Supplement welches erst nach Blancos Tode zusammengestellt worden ist, kam dazu noch eine *R. Lagascae* Bl. die sich hauptsächlich auf die Form des Azaola vom Berge Banahan zu beziehen scheint. Mit Recht macht aber Hieronymus <sup>1)</sup> darauf aufmerksam, dass Blanco die *R. Lagascae* in dem von ihm redigirten Haupttext wahrscheinlich um desswillen ausgelassen habe, weil er sie für identisch mit der *R. Philippensis* angesehen. Die mit Absicht unterdrückte Beschreibung der erstern mag dann nach seinem Tod in seinen Papieren aufgefunden und im Supplement publicirt worden sein. Bei Vergleichung der beiden Beschreibungen gewinnt man in der That die Ueberzeugung dass sie bloss verschiedene Redaktionen eines und desselben an zwei differenten Fundpunkten gesammelten Gegenstandes seien.

Inzwischen war Hugh Cuming mit seinen Sammlungen nach England zurück gekommen. Die von ihm auf Samar gesammelte Rafflesienform wurde von R. Brown untersucht und mit kurzer diagnostischer Phrase seiner 2<sup>ten</sup> Abhandlung <sup>3)</sup> als *R. Cumingii* nachträglich eingefügt. Diese Abhandlung konnte, als sie im Jahre 1834 der Gesellschaft mitgetheilt wurde, noch nichts von der philippinischen Art enthalten, dieselbe wird denn auch in dem in Ann. des sc. nat. gegebenen Referat (R. Br. <sup>2)</sup>) des Vortrages mit keinem Worte erwähnt.

Eine ganz ähnliche kleinblüthige Form hat dann Jagor in Südluzon bei 1000' Höhe am Berg Mazaraga im Jahre 1860 gefunden. Leider hat er nur wenige getrocknete Exemplare heim gebracht, die im Berliner Museum verwahrt, bis jetzt noch keiner Untersuchung unterworfen worden sind. Der Freundlichkeit der Direktion verdanke ich deren Mittheilung und die Erlaubniss sie zu durchschneiden.

Erst das Jahr 1882 brachte einen neuen Rafflesien-Fund auf den Philippinen. Dr. Schadenberg und Koch nämlich sammelten eine Form von gewaltigen Dimensionen am Berg Paráq auf der südlichen Hälfte der Insel Mindanao und sandten eine Photographie der geöffneten ♀ Blume nebst reichlichen, getrockneten Exemplaren nach Breslau. Die Species, von Göppert als *R. Schadenbergiana* bezeichnet, wurde dann durch Hieronymus <sup>1)</sup> beschrieben. Doch blieb die Begründung der Art zweifelhaft, weil die benutzten Materialien zu unvollkommen waren. Vgl. mein Referat über Hieronymus Aufsatz (Bot. Ztg. 1885) Sie ist jetzt durch die reichen Materialien, die ich O. Warburg verdanke ganz sicher gestellt. Er sammelte diese Exemplare, wie er mir schreibt, in Süd-Ost Mindanao am Fuss des Vulkans Apo, 2000' über dem Meer, im primären sehr feuchten Wald bei Sebuláu, einem Dorf des Bagobostammes. Sie wächst dort und an anderen Stellen des Bergrückens auf den Wurzeln von *Cissus*, die ganz dicht unter der Oberfläche des schwarzen humosen Waldbodens verlaufen. Der Berg Apo und der Paráq, an welchem Schadenberg und Koch ihre Pflanze sammelten sind einander unmittelbar benachbart.



Nach allen diesen Auseinandersetzungen ergibt sich also das folgende. Wir finden auf Mindanao die grosse *R. Schadenbergiana*, eine Form von ähnlicher Grösse (3' Durchm., ob dieselbe?) hat Cuming auf der Insel Leyte gesehen. Wir haben ferner auf der Insel Saman *R. Browns* *R. Cumingii* und endlich die Pflanzen *Blancos* von Basei auf Leyte und vom Berg Majaijai (*T. Philippensis* Bl., *Lagascae* Bl.). Von Basei auf Leyte stammt auch die *R. Manillana* Teschem, von der ich vermuthen möchte, dass sie mit *Blancos R. Philippensis* identisch sein und direct vom Padre Navarro stammen werde. Teschemacher sagt nämlich <sup>1)</sup> p. 63: »The specimens were gathered in Basei, a district of the province of Leyte, on the same spot visited by Mr. Cuming, for the purpose of finding this plant, during his late excursion to the Philippine Islands. Not having seen any description of this plant by him in the scientific journals, I am uncertain of the result of his visit etc." . . . . also hat er seine Exemplare nicht von Cuming erhalten. Er kann sie aber sehr wohl von Navarro bekommen haben da er am 16<sup>ten</sup> Juni 1841 sagt »Having just received from Manilla» etc. und sie also noch zu *Blancos* Lebzeiten († 1845) erhalten hat. Wenn ein weiterer Fund ausser denen des Azaola und des Navarro im Jahre 40 oder 41 stattgehabt hätte, so würde dieser denselben wohl registrirt haben. Mehr würde nur aus der Untersuchung der Teschemacherschen Originalien zu gewinnen sein, die aber wie mir Farlow freundlichst mittheilt in Boston nicht mehr zu finden sind. Man könnte mir einwenden dass Teschemachers Knospen ♂, die Navarros nach Blanco ♀ gewesen sind, und dass diess also nicht zusammen stimme. Aber der letztere sagt ausdrücklich „Eran cinco sobre una raiz, las que remitió, io abri solamente una, por no destruir las otras. Diese war ♀, wir wissen aber nicht ob die andern nicht ♂ Geschlechtes gewesen sind. Sind wir ja doch über die Geschlechtervertheilung in der Gattung noch durchaus im dunkeln wie weiterhin auszuführen sein wird; So kann denn nicht erwiesen werden ob meine weitere Vermuthung begründet ist, nach welcher *R. Manilana* nicht nur mit *R. Philippensis* und *R. Lagascae* sondern



auch mit der *Rafflesia Cumingii* R. Br. von Samar identisch sein wird, so dass alsdann überhaupt auf den Philippinen nur zwei Arten vorkommen würden, die als *R. Manillana* Teschem., und *R. Schadenbergiana* Göpp. bezeichnet werden müssten. Ob es noch eine dritte Species giebt, die möglicherweise die von Cuming in der Provinz Zambales gesammelte sein könnte, mag einstweilen dahin gestellt bleiben, wir werden weiterhin auf diesen Fragepunkt zurückzukommen haben.

Wir behandeln zuerst die *Rafflesia Schadenbergiana*. Die Aufsammlung Warburgs enthält 14 in Alkohol conservirte Knospen von verschiedener Grösse; die kleinste derselben ist kuglig und hat 6.5 cm., die allergrösste, dicht vor der Eröffnung stehend, ist etwas abgeplattet und hat 14 cm. Höhe bei 23 cm. Durchmesser. Bei den kleineren Knospen schliessen die peripheren Bracteen des Blüthensprosses noch fest nach Art eines Kohlkopfes aufeinander, bei den grösseren lockern sie sich von aussen nach innen fortschreitend, bei den beiden allermächtigsten ist diese Lockerung soweit gediehen dass zwischen ihnen die gewölbte Aussenfläche der noch fest aufeinanderliegenden Perigonlappen zu Tage kommt. Nachdem was wir über die Dauer des Zustandes durch Teysmann u. Binnendijk wissen (vgl. weiterhin) würden sie wenige Tage später aufgeblüht sein. Die Bracteen entsprechen in Form und Aderung durchaus den von Francis Bauer gegebenen Abbildungen. An den beiden grössten Knospen wurden sie weggebrochen, behufs der Klarstellung der Aestivation des Perianths, die gleichfalls von F. Bauer sehr naturgemäss wiedergegeben ist. Die einzelnen breitzungenförmigen stumpf gerundeten Lappen greifen weit über die Hälfte des Durchmessers der ganzen Knospe über, an dem grössten Exemplar ergab sich die Deckung als normale cochleare Knospenlage. Bei der 2<sup>ten</sup> lag eine Metatopie vor, indem von einem Lappen nur die Basis sichtbar war, von einem zweiten nur ein kleines Stück des Vorderrandes hervorragte, die 3 andern am einen Rand frei, am andern gedeckt erschienen. Diese 2<sup>te</sup> Knospe hat 20 cm. Breite und 12 cm. Höhe; sie sitzt einer schwachen Cissuswurzel auf, die ganz in die Bildung ihrer Cupula aufgegangen ist und demgemäss bei

weiterer Entwicklung ohne Zweifel von dieser Stelle an abgestorben sein würde. Diese Cupula ist ganz flach becherförmig gestaltet, und hat 12 cm. Durchmesser; sie ist wie überall an dem vorliegenden Material unregelmässig höckerig rauh, ungefähr so wie es für *R. Patma* von Blume abgebildet wird; von den eigenthümlichen sternförmigen Korkwarzen der Cupula von *R. Arnoldi*, wie sie an *R. Browns* Exemplaren und Zeichnungen vorliegen, ist nichts zu bemerken. Im übrigen will ich nicht verfehlen, darauf hinzuweisen, das die Bildung dieser Sternwarzen von der *R. Arnoldi* auch nur auf gewissen *Cissus*-arten veranlasst zu werden scheint, denn die bei Miquel abgebildete Blüthe, die im Buitenzorger Garten zur Entwicklung kam und auf einem *Cissus* mit bandartig plattgedrücktem Stamm wächst, hat sie nicht und zeigt blos die unregelmässige höckerig gefelderte Oberfläche, wie sie die Autoren auch für *R. Patma* abzubilden pflegen.

Da Teijsmann und Binnendijk <sup>2)</sup>, de Vriese <sup>1,2)</sup> für *R. Rochussenii*, angeben, die ♂ Blüthenknospen seien in der Regel von flacherer, mehr niedergedrückter Gestalt als die ♀, so erwartete ich die in Rede stehende Knospe männlich zu finden. Indessen ergab sie sich bei der Durchschneidung quer zur Nährwurzel als ♀. Eigenthümlich war der Umstand, dass die tief schwarzbraune Färbung, die sie in Alkohol angenommen hatte, nur wenig nach innen vordrang; der Fruchtknoten und die Columna waren weisslich und fast durchscheinend. Indessen nahmen kleine, herausgeschnittene Stücke leider selbst in frischem, absolutem Alkohol bald eine hellbräunliche Färbung an. Die Schnittfläche der ganzen Knospe färbte sich natürlich viel intensiver, da hier die farblosen Parenchymzellen die braunen in Alcohol gelösten Substanzen speicherten.

Um die Aussenseite der Columna studiren zu können wurde durch einen Ringschnitt an der einen Hälfte die Blüthendecke in der Nähe ihrer Basis losgelöst. Nun traten die Differenzen, die sie der im allgemeinen ähnlichen *R. Arnoldi* gegenüber bietet, klar zu Tage. Für die Formverhältnisse in genere kann auf Francis Bauers Abbildung jener Art sowie

auf die diesen Aufsatz begleitenden Tafeln verwiesen werden. \*)

Der ganze *Tubus perigonii* ist dicht mit verlängert fadenförmigen, an der Spitze wenig kolbig geschwollenen, mitunter unregelmässigen oder gegabelten Ramenta besetzt, die denen der *R. Arnoldi* vollkommen gleichschen. Während dieselben aber bei dieser nur wenig über die Ansatzstelle des Diaphragma hinaus sich auf dessen Innenseite verbreiten, hier vielmehr bald von breiten flachen Warzen geringer Höhe abgelöst werden die bis zum Diaphragmarand hingehen, ist es hier anders. Die letzterwähnten flachen Warzen fehlen vollständig, die Ramente bekleiden in gleicher Form auch das Diaphragma unterwärts, nur kürzer und gegen seinen Rand hin seltener werdend. Frei von ihnen und ganz glatt ist nur die alleräusserste Randzone. Auf Hieronymus Abbildung der ♂ Blüthe ist das gleiche Verhalten ganz deutlich zu erkennen.

Wie die obere Seite des Diaphragma beschaffen, war an der Knospe nicht erweisbar, eine Auseinanderlösung der Theile des Perigons war noch nicht ausführbar. Sie ist nach Schadenbergs Angaben (vgl. die colorirten Abb. bei Hieronymus <sup>1)</sup>) mit mäandrisch anastomosirenden flachen Warzen von gelber Farbe besät und schliesst gegen innen mit einer glatten gelbgefärbten Randlinie ab. Mit ähnlichen flachen und breiten Warzen gleicher Färbung und unregelmässiger oft mäandrisch verbundener Form zeigt Schadenbergs Photographie auch die Innenseite der Perigonzipfel übersät. Ich konnte an den Knospen deren Vorhandensein überall nachweisen, indem die aufeinander liegenden Abschnitte durch sie wie mit einander verzahnt erschienen; ihre Oberflächenbeschaffenheit war indessen nur an der kleinen Stelle sichtbar, wo über der Lücke des Diaphragma die innersten Pe-

---

\*) Ich gebe hier die Maasse der einzelnen Blüthentheile. Die Dicke der noch geschlossenen Blüthendecke beträgt 1.5 cm., der Durchmesser der Oeffnung des Diaphragma 7.3 cm.. Die grösste Breite der Scheibe, von Randkante zu Randkante gemessen, beträgt 14 cm., die engste Stelle der Columna unter der Scheibe 8.5 cm.; die Höhe der Blüthe bis zur Scheibenfläche 7.3 cm., die Länge der Processus 1.3 bis 1.8 cm.; die Breite des Fruchtknotens 9 cm., seine Höhe 1.5 cm.; die Breite des die äussersten Processus überragenden Scheibenrandes 2 cm.; die äussere Höhe des steilen Scheibenrandes 1.5 cm.

rigonlappen frei an den inneren Raum der Blüthe grenzen. Hier fand ich breite, flache Warzen von rundlicher oder Eiform vor, deren Oberfläche himbeerartig gekörnelt erschien. Von einem Zusammenfliessen derselben war nichts zu entdecken, es wird das zufälligerweise an der kleinen der Beobachtung allein zugänglichen Stelle nicht bemerkbar gewesen sein.

Bei *R. Arnoldi* sind bekanntlich an der Übergangsstelle von *Columna* u. *Tubus perigonii* zwei Annuli als gegen einander gerichtete Ringwülste entwickelt, deren äusserer einer lokalen Anschwellung der *Tubusbasis* seine Entstehung verdankt, wohingegen der innere den Abschluss der *Columnarbasis* bildet. Bei *Raffl. Hasselti* Sur. fehlt der äussere Ring vollkommen, und den gleichen Character haben wir auch bei unserer ♀ Knospe; man müsste denn, wie es Hieronymus <sup>1)</sup> thut, die vollkommen ebene, schmale, angrenzende Ringzone, die keine Haare trägt und die Stelle des äusseren Annulus von *R. Arnoldi* einnimmt, als Annulus bezeichnen wollen. Aus breiter Grundfläche steigt die *Columna* kegelförmig an, ihr unterer Rand wird durch den einen fast horizontalen Vorsprung darstellenden Annulus gebildet, dessen Kante nicht wie bei *R. Arnoldi* sculpirt, dagegen mit kurzen Borstenhaaren besetzt ist. Zwischen diesem und dem *Tubusgrund* ist nur eine ganz enge, fast horizontale Spalte vorhanden. Die Böschung der *Columna* ist fast bis oben hin, wo sie sich zur Scheibe nach aussen biegt, ohne weitere Sculptur, oberwärts spärlich und kurz behaart, mit zwischenstehenden kleinen dunkel gefärbten Protuberanzen winziger Art, unten in einer ringförmigen Zone mit langen abstehenden Borstenhaaren dicht besetzt. Diese Behaarung verläuft indessen nicht in die der Annuluskante, ist von derselben vielmehr durch eine zwar schmale, aber ganz vollkommen haarlose Zone getrennt. Man vgl. die Fig. 1, der T. XXVI.

Der *Discus Columnae* ist in ähnlicher Weise wie bei *R. Arnoldi* berandet; der Rand ist wie dort etwas gebuchtet und an dem äussern Steilabfall mit leichten streifenartigen Eindrücken gezeichnet, doch tritt dies alles nicht mit der Schärfe wie in *F. Bauers* Zeichnungen nach jener Art hervor. Sowohl die Er-



hebung des Randes als der Processus sind bei unserer Knospe etwas geringer als bei der R. Brownschen Art, wensschon die Differenz nicht beträchtlich sein dürfte und vielleicht beim Studium einer grösseren Zahl von Exemplaren mehr zufällig erscheinen wird. Auf einer Hälfte der Knospe habe ich 24 Processus gezählt, von denen 2 längsdurchschnitten waren. Das würde für die ganze Scheibe deren ungefähr 40 ergeben und würde aufs beste mit der von Francis Bauer für R. Arnoldi gezeichneten Zahl übereinstimmen. Die Processus sind so angeordnet, dass eine centrale Gruppe von einem Kranz von etwa 6, und weiter je von einem äusseren circa 12 zähligen Kreis umgeben wird. Die mittleren sind senkrecht aufgerichtet, pyramidal, von kreisförmigem Querschnitt, die äusseren neigen mehr und mehr auswärts und zeigen sich den Radien entsprechend abgeplattet. Ihre Spitze ist stumpf gerundet, ziemlich unregelmässig gestaltet, nur mit spärlichen und kurzen Borstenhaaren besetzt. Von einer stigmatischen Fläche, wie sie hier gewöhnlich gesucht wird, ist keine Spur zu bemerken. An der unteren Seite trägt der über die Columna vorspringende Discusrand als breite kreisförmige Zone die wirkliche schwach papillöse Narbenfläche, von dessen äusserem Steilrand durch eine schmale, glatte, ringförmige Abstumpfungsfläche in der Art getrennt, wie es bei F. Bauers Fig. (R. Br. 3) auf der rechten Seite zu sehen ist. An der linken dürfte die Zeichnung minder scharf ausgefallen sein. An der morphologisch äusseren, in dem Winkel zwischen Discus und Columna gelegenen Seite zeigt die kreisförmige Grenzlinie der Narbenfläche in Abständen kleine Einbuchtungen. Hier sind als winzige fleischige Höckerchen jedesmal in Enzahl die rudimentären Antheren gelegen. Die Zahl dieser Antherenrudimente habe ich aus Gründen der Materialschonung nicht festgestellt, aus dem gegenseitigen Seitenabstand und dem Durchmesser des Kreises, auf dem sie geordnet sind, berechnet, ergeben sich deren 38. Nach R. Brown sind bei R. Arnoldi annähernd 35, jedenfalls wohl kaum 40 vorhanden. An der Böschung der Columna findet man unter jedem Antherenrudiment eine ganz schwache eingedrückte Furche, die nur dadurch deutlich wird, dass ihre Begrenzung ein etwas



stärkeres Haarkleid trägt. Diese Furche erstreckt sich an der Columnarböschung nur wenige Millimeter abwärts und bricht dann mit einer kleinen, gerundeten Grube, deren Rand sich gleichfalls durch reichlichere Behaarung auszeichnet, plötzlich ab. Es ist diese das Rudiment der Antherengrube, die bei den ♂ Pflanzen so viel stärkere Ausbildung erlangt.

Eine zweite etwas kleinere und ein wenig minder ausgebildete Knospe erwies sich bei der Durchschneidung als ♂; sie war ein wenig schief entwickelt und hatte bei 16.5 cm. Breite eine Höhe von 13 cm. Abgesehen von dem vollkommen fehlenden System der Fruchtknotenspalten ist die Knospe im Aufbau der ♀ in allen Stücken ähnlich; Columna und Scheibe haben wesentlich gleiche Form wie bei jener, woraus sich denn mit Bestimmtheit ergibt, dass die tiefeingesenkte Scheibe, wie sie Hieronymus <sup>1)</sup> zeichnet, lediglich ein Produkt der ungleichen Schrumpfung beim Eintrocknen ist. Die Innenseite von Tubus und Diaphragma zeigt die gleichen Ramente wie bei der erstbehandelten Knospe auf, mit wohl ausgebildeter apicaler Verdickung, und mit den dort erwähnten Gabelungen. Nur sind die gesammten Ramente kürzer; ihr Stiel hat sich eben noch nicht zu der ihm zukommenden Länge gestreckt. Auch die Columna ist verhältnismässig niedrig, gleichfalls offenbar in Folge noch nicht beendeter Streckung. In Folge davon erscheint die Spalte zwischen Scheibenrand und Columnarbasis in der die Antheren liegen sehr eng. Die Oberfläche der Scheibe trägt die Processus, von ähnlicher Form und Anordnung wie bei ♂. Auf der halben Scheibe wurden deren 20 gezählt. Auffallend ist die unregelmässige Stellung derselben, manchmal findet man mehrere einander sehr genähert, dann sind sie anderwärts wieder viel weiter von einander entfernt. Hier und da sind kleine, verkrüppelte, spitzen Zähnen ähnlich, zwischen ihnen vorhanden, doch nur spärlich und wenig merklich, nicht in dem Maass entwickelt wie bei der ♂ Blüthe von *R. Arnoldi*, die R. Brown <sup>1)</sup> abbildet. Ihre Spitzen sind stumpf und glatt, in der Regel vollkommen haarlos.

Der etwas einseitigen Entwicklung der Knospe <sup>\*)</sup> entspre-

---

<sup>\*)</sup> Die Maasse dieser Knospe sind die folgenden: Höhe, von der Basis bis zum

chend sind alle Processus nach der einen höheren Seite hinübergeneigt, und das um so stärker, je näher sie der niedrigeren geminderten Knospenseite stehen. Auch in der Höhe und Aufrichtung des Randes ist an beiden Seiten ein beträchtlicher Unterschied zu bemerken, an der geförderten ist alles normal und genau wie bei dem untersuchten ♀ Exemplar; an der anderen ist derselbe in ähnlicher Weise einwärts gebogen wie bei *R. Browns* *R. Arnoldi* ♂ und sogar ziemlich stark gegen die obere Fläche der Scheibe gedrückt. Der Annulus bildet wie bei der ♀ Blüthe den untersten Begrenzungsrand der Columna, er ist behaart wie dort, und ebenso die Böschung der Columna. Aber die Haare sind nicht aufgerichtet, mehr anliegend, und treten desswegen bei weitem nicht so deutlich hervor, auch haben sie ihre volle Länge noch kaum erreicht. Genau an den Stellen, wo bei ♀ die kleinen Gruben unter den Antherenrudimenten gelegen sind, beginnen hier die tiefen Furchen, die sich durch den innern Winkel der Columnarbucht hindurch auf die Unterseite des Scheibenrandes verlängern und hier in ihrem oberen Ende die Antheren enthalten. Die scharfe Kante, die je zwei Furchen von einander trennt, ist mit Haaren besetzt; sie läuft zwischen zwei Antheren continuirlich in die Unterfläche des Scheibenrandes aus, die dementsprechend je einen dreieckigen Vorsprung zeigt. Diese Fläche ist hier ganz glatt; ihre Begrenzung durch eine äussere Abstumpfungslinie fehlt, und in Farbe und Beschaffenheit ist an ihr nicht der geringste Unterschied von der oberen Fläche der Scheibe zu erkennen. Zwischen den begrenzenden Kanten treten die kugligen Antheren frei hervor. In Hieronymus <sup>1)</sup> Abbildung ist das anders, hier sind jene zu stark behaarten Wülsten entwickelt, die die Antheren zum grösseren Theil überdachen. Es ist mir nicht zweifelhaft, dass diese Differenz nur dem jüngeren Entwicklungszustand der von mir untersuchten Knospe zuzuschreiben sein wird. In *R.*

---

Scheitel des Discus Columnae 8 cm.; Breite des Discus von Band zu Rand 11.5 cm.; Länge der Processus 2 cm.. Annulus-Vorsprung 3 mm. breit. Steiler Aussenrand des Discus auf der geförderten Seite der Blüthe 1.8 cm., auf der entgegengesetzten 1.4 cm. hoch.

Brown's <sup>1)</sup> Abbildung von *R. Arnoldi* ♂ ist jede Antherengrube durch zwei secundäre Vorsprünge in drei Theilmulden zerlegt; bei Hieronymus finde ich das für *R. Schadenbergiana* nicht erwähnt. Ich habe auch nur eine ganz schwache Andeutung dessen in Form zweier kaum sichtbarer in der Grube verlaufender Rippen-Vorsprünge gefunden, und da Hieronymus nichts von diesen bemerkt, so werden sie sich wohl nicht mehr weiter entwickeln; es wird dann dieser Charakter von *R. Arnoldi* ♂ hier, wohl der Anlage nach vorhanden, nicht zur Ausbildung gelangen. Die Antheren selbst erweisen sich als fertig ausgebildet und umschliessen die eiförmigen Pollenkörner, in welchen ohne jede weitere Behandlung die beiden Zellkerne mit aussergewöhnlicher Deutlichkeit zu erkennen sind.

Ich kann nicht umhin an dieser Stelle noch ein paar Bemerkungen über die Lage der Narbe bei den *Rafflesien* einzuschalten. Diese wurde bekanntlich in früherer Zeit in der Regel an den Spitzen der Processus gesucht, welche ihrerseits als die Griffel der miteinander verschmolzenen Carpiden galten. Allein schon Teijsmann und Binnendijk <sup>2)</sup> hatten daran die allerberechtigtsten Zweifel geäußert, nachdem sie Exemplare der ♀ Blüthen ihrer *Rafflesia Rochussenii* gefunden hatten, die dieser Processus völlig entbehrend eine vollkommen glatte Scheibe besaßen. Doch kam, wie ich <sup>4)</sup> ausgeführt habe, diese Thatssache mit der Zeit in Vergessenheit und blieben die Autoren bei der alten Ansicht. Ich habe dann ebendort zuerst für *Brugmansia Zippelii* und für *R. Cumingii* R. Br. festgestellt, dass eine Verlegung der Narbe an die untere Seite des Discusrandes statt hat und dass dieselbe eine unmittelbar über (resp. ausserhalb) den Antheren gelegene Ringzone bildet. Dass es sich so verhält, ist mir absolut unzweifelhaft, wenngleich ich noch keines Exemplares habe habhaft werden können in dem sich an dieser Stelle keimende Pollenkörner oder Schläuche im Gewebe hätten finden lassen; alle Früchte, die ich sah, sind eben für diese Fragestellung zu sehr vorgeschritten, mit zerstörtem Narbengewebe, gewesen. Die sehr auffällige Differenz, die die fragliche Ringzone bei *R. Schadenbergiana* ♂ und ♀ bietet, hat mich nur

aufs neue in dieser meiner Überzeugung bestärken können, in der mich die Zweifel späterer Autoren, die ein so reiches Material nicht untersuchen konnten, nicht beirren. Denn dass diese fortbestehen, ergibt sich daraus, dass z. B. Hieronymus <sup>1)</sup> sagt, die Griffel trügen bei der ♀ Blüthe zweifelsohne wohl ausgebildete Narbenpapillen, dass Haak <sup>2)</sup> meint: „tandis que la manière de fécondation et la place où percent les tubes pollinaires ne sont pas connues“, dass auch Suringar <sup>1)</sup> sagt: „Waar de stempeloppervlakte gelegen is, is nog niet met zekerheid bekend. Solms Laubach heeft gemeend haar gevonden te hebben tusschen de masse van de schijf en de plaats waar de helmknoppen in de mannelijke bloemen gezeten zijn.“ Celakovsky <sup>1)</sup> mag ja wohl Recht haben, wenn er die Processus als Griffelspitzen betrachtet; es hat aber alsdann aufs bestimmteste eine Verlegung der Narbe stattgefunden, in analoger Weise, wie sie bei *Aristolochia*, der von ihm citirten *Manglesia*, und vor allem bei den *Asclepiaden* stattgehabt hat.

Zwei weitere untersuchte ♀ Knospen \*) ergaben so ziemlich den gleichen Entwicklungszustand. Die erste hatte 9.5 cm. Höhe und 12 cm. Breite die andere 10 cm. Höhe und 11 cm. Breite. Bei beiden beginnen die Ramenta des Tubus und Diaphragma in den inneren Raum der Blüthe hineinzuspriessen. Ihre knopfförmigen Enden, ihre Verzweigung sind fertig da, ihr Stiel fehlt aber noch vollkommen; die intercalare Entwicklung, die zu seiner Bildung führt, hat noch nicht angefangen. Die Processus sind in der Verlängerung begriffen, sie stemmen ihre Spitzen gegen die Innenwand der Blüthendecke; der Rand des Discus hat im wesentlichen seine definitive Form, liegt aber der Basis Columnae, dem Annulus ganz fest auf. Der Raum zwischen beiden, der seine Entstehung der Streckung der Säule

---

\*) Die Maasse dieser beiden Knospen sind folgende: die erste von 9.5 cm. Höhe, und 12 cm. Breite zeigt von der Basis bis zur Scheibenfläche 6 cm.; ihre Processus sind 7 cm. hoch, müssen also noch mehr als ebensoviel zunehmen. Die Breite des Discus von Rand zu Rand beträgt 7.5 cm; die Weite des Blüthenraumes zwischen Scheibe und Blüthendecke 8 mm.; die Höhe des Fruchtknotens in maximo 8 mm. Die andere Knospe hat 10 cm. Höhe und 11 cm. Breite; ihre Höhe bis zur Scheibe 5.5 cm., die Höhe des Fruchtknotens 1 cm.; die Breite ihres Discus ist 6.8 cm., die Länge der Processus 5 mm.



verdankt, fehlt vollständig. Die Antherenrudimente sind da; von allen Sculpturen und Haarbildungen der Columnarböschung aber ist noch nicht das mindeste zu bemerken. Nur am äussersten frei an den Blütenraum anstossenden Rande des Annulus beginnen eben gerade die Haare ihre Entwicklung. Der Rand des Discus greift nicht über den des Annulus hinaus, beide fallen vielmehr genau senkrecht über einander. Der Fruchtknoten ist fertig angelegt; an den Wandungen seiner Spalten sind die jungen Ovula in Form von einfachen, aufrechten Zäpfchen zu finden. Eine noch jüngere ♀ Knospe endlich \*) zeigt den Blütenraum bloss als schmalen Spalt; ihr Fruchtknoten ist fertig, aber noch ohne Anlage der Ovula. Der Scheibenrand, noch in Modellirung begriffen, liegt fest auf dem Annulus auf. Die Processus sind eben nur als winzige Höcker sichtbar.

Eine männliche Knospe von kugliger Form und 10 cm. Durchmesser bot einen dem der erstbeschriebenen beiden annähernd gleich grossen ♀ ähnlichen Befund. Die Rammenta sind im gleichen Entwicklungszustand; der Discusrand trägt die schon weitgeförderten Antheren, deren Fächer indessen bloss durch geschlossenes sehr inhaltsreiches Gewebe angedeutet sind. Im übrigen liegt derselbe wie bei jenen dem Annulus fest auf, diesen noch etwas überragend, was bei der ♀ Knospe nicht beobachtet wurde. Am freien Rand des Annulus beginnt auch hier gerade das Hervorspriessen der Haare.

Nur um desswillen bin ich auf die Beschreibung so vieler Knospen verschiedenen Alters eingegangen, weil sie das Material bieten, um die früher von <sup>4)</sup> mir geschilderte Entwicklungsgeschichte der Rafflesiaablüthe bis zur Entfaltung weiter zu führen. Denn dass diese in dem ersten Stadium, in welchem die Theile sich modelliren, bei *Rafflesia* genau so verläuft, wie ich sie seinerzeit für *Brugmansia* schilderte, dafür bürgen mir, trotz der Unvollkommenheit ihrer Ausführung, die von Haak <sup>2)</sup> gegebenen

\*) Die Maasse dieser Knospe sind folgende: Gesammthöhe 5.5 cm., Breite 6.5 cm. Höhe der tiefglockenförmigen umhüllenden Cupula 4.5 cm. Blütenraum eine 3.4 cm. breite, 1 mm. hohe Spalte. Breite des Discus Columnae 3.5 cm. Vom obern Rande des Fruchtknotens bis zur Scheibenfläche 6 mm.; Höhe des Fruchtknotens selbst 6 mm.



Knospendurchschnitte verschiedenen Alters. Der einzige Unterschied besteht eben in dem frühen Auftreten des vorspringenden, bei *Brugmansia* nicht in dieser Weise entwickelten Scheibenrandes, der von Anfang an auf dem Annulus ruht und nur durch eine ganz enge, einspringende Spalte von diesem geschieden erscheint. Ins zweite Stadium tritt die Blüthe, nach Anlegung aller ihrer Theile, mit dem Beginn der Bildung des innern Blütenraums. Derselbe entsteht als schmale Spalte über dem Scheitel der Columna, die rasch an Ausdehnung und Breite zunimmt und sicherlich dem stärkeren intercalaren Wachsthum der Perigondecke ihre Entstehung verdankt. Sobald diese Spalte vorhanden, fangen auch die Ramenta an hervorzuspriessen, ihre Spitze bildet sich zuerst, nach und nach erst kommt durch weiteres Wachsthum der Stiel hinzu. Gleichzeitig treten die Processus auf, sie wachsen etwas rascher als die Erweiterung des Blütenraums gestattet und drücken ihre Spitzen demzufolge der inneren Wölbung des Perigondiaphragma an; dadurch Eindrücke an derselben hervorrufend und an den betreffenden Stellen die Bildung der Ramente hintanhaltend. Diese Eindrücke sind noch an der zur Eröffnung fertigen Knospe wohl zu erkennen; Auf Taf. XX Fig. 2 hat sie R. Brown <sup>3)</sup> für *R. Arnoldi* ♂ dargestellt. Gerade ebenso habe ich sie auch bei *R. Schadenbergiana* beobachtet, und wenn Hieronymus <sup>1)</sup>, p. 5 unter den Unterschieden seiner Species von *R. Arnoldi* auch deren Fehlen anführt, so kann diess nur darin seinen Grund haben, dass sie entweder schliesslich durch locales Wachsthum ausgeglichen werden und verschwinden, oder dass das schlecht conservirte Material ihren Nachweis nicht mehr erlaubte.

Die dritte Phase der Blüthe wird dann durch die Streckung der Columna characterisirt, durch welche der Discusrand hoch über den Annulus, dem er vorher auflag, emporgehoben wird. Bei ihrem Beginn sind die Ramente des Tubus Perigonii schon wohl ausgebildet und in ihrer charakteristischen Form kenntlich; die Sculpturen der Columna und des Annulus fehlen noch und treten erst während der Dehnung dieser mehr und mehr hervor.

Und endlich folgt als letztes Stadium die Entfaltung des

Perigons, wobei dessen feste Verzahnung, die durch die Warzenbildung an der Innenseite der Lappen und deren Einpressung in entsprechende Gruben der Aussenseite der tiefer gelegenen Glieder zu Stande kommt, gelöst wird. Dieses Stadium scheint mehrere Tage zu beanspruchen. Teijsmann und Binnendijk <sup>1)</sup> sagen in de Vrieses Übersetzung: „Und da dies eine Blütenknospe war, so liess sich demnach unmöglich die wahre Grösse der Pflanze genau bestimmen, denn hat sich dieselbe soweit entwickelt, dass zwischen den Deckblättern die Blumendecke sichtbar wird, so kann sie mehrere Tage lang in diesem Zustand bleiben, dabei aber an Grösse ansehnlich zunehmen.“ Mir scheint, dass diess durch ein hyponastisches Wachsthum eingeleitet wird, welches diese Gruben erweitert und den eingreifenden Warzen Spielraum gewährt, worauf dann mittelst starker Epinastie der Basalpartien die Erhebung und Zurückschlagung der Perigonglieder erfolgt.

Über die Art der Eröffnung der *R. Patma* hat Blume <sup>1)</sup> einige nicht uninteressante Bemerkungen gemacht. Er sagt: „auch gelang es mir sehr leicht die Entwicklung schon weit herangewachsener Knospen dadurch zu beschleunigen, dass ich dieselben in mässig erwärmte lockere Baumerde setzte. Die grossen, abgerundeten, fest aufeinander schliessenden Einschnitte der Blume trennten sich unter diesen Umständen allmählig von einander; die Knospe, welche früher geruchlos war, fing an einen betäubenden Geruch zu verbreiten, wodurch eine Menge Fliegen und andere Insecten angelockt wurden, die ihre Eier in die fleischigen Einschnitte legten; jetzt erhoben sich diese Einschnitte sichtbar und fingen endlich an sich auszubreiten, etc.“

Aus dem Angeführten ergiebt sich wie die Ramente und Sculpturen des Blüteninnern erst spät und successive, an verschiedenen Theilen zu verschiedener Zeit entstehen. Und da diese die wesentlichsten Speciescharacteren liefern, so ist es klar, wie vorsichtig man bei der Bestimmung noch nicht geöffneter Blüten verfahren muss, wenn man nicht Gefahr laufen will, Unvergleichbares, weil ungleich Entwickeltes, in Parallele zu stellen. Dieser Umstand ist es, der die Beurtheilung von

Formen, die nur in nicht völlig entwickelten Knospen bekannt sind, wie *R. Manilana* Tescem. ohne Autopsie und genaue Kenntniss der Aufeinanderfolge der Veränderungen unmöglich macht. Er hat gewiss nicht wenig zu der Unsicherheit beigetragen, die bezüglich der Begrenzung der einzelnen Species der Gattung, von der nachher noch zu handeln sein wird, herrscht.

Bei der Gattung *Brugmansia* ist die Blüthe zwittrig, nur in Ausnahmefällen durch Verkümmern männlich. Eine rein ♀ habe ich unter den vielen, durch meine Hände gegangenen Exemplaren nie gesehen. Bei *Rafflesia* dagegen sind die Blüthen eingeschlechtig, entweder ♂ oder ♀; eine Ausnahme ist mir nie vorgekommen. Es sollen aber den Angaben der Autoren zufolge zuweilen zwittrige Blüthen sich finden, was, wie Suringar <sup>3)</sup> richtig bemerkt, bei dem Vorhandensein der andern Geschlechtsorgane in rudimentärer Form, durchaus nichts Unwahrscheinliches hat. Immerhin erscheinen mir die betreffenden Angaben sammt und sonders recht unklar und weiterer Prüfung bedürftig. In erster Linie gilt das von Blumes <sup>3)</sup> Durchschnittsbild seiner *R. Patma*, welches zwittrig gezeichnet ist. Es wird weiter unten ausgeführt werden, warum den Figuren dieses Werkes nur wenig Vertrauen geschenkt werden darf, wie diess auch von de Vriese <sup>1,2)</sup> hervorgehoben wird. Auch dem von Beccari <sup>3)</sup> citirten bezüglichlichen Zeugniß Scheffer's, des früheren Directors des Gartens zu Buitenzorg, kann ich kein grosses Vertrauen entgegenbringen. Beccari sagt nämlich p. 72: „La *Rafflesia Arnoldi* di R. Brown fiorisce adesso annualmente nel giardino bot. di Buitenzorg, ed il più delle volte, a quanto mi dice il Signor Scheffer è ermafrodita, o se e dioica la differenza fra la pianta ♂ e la ♀ si limita ad essere la pianta ♂ quando non è ancora aperta un poco più depressa della pianta ♀.“ Daraus geht durchaus nicht hervor, in welcher Weise sich Scheffer von dem Geschlecht seiner Blumen überzeugt hat, die er doch wohl kaum abgeschnitten haben dürfte. Sehr zu bedauern ist endlich, dass Haak <sup>2)</sup> keines der männlichen Exemplare von *R. Patma* abgebildet hat, auf die sich der folgende Satz seiner Arbeit bezieht: „J'ai

vu dans quelques boutons mâles des ovules, pas moins développés que ceux d'un bourgeon femelle de la même grandeur et par conséquent à peu près du même âge."

Hieronymus <sup>1)</sup> sucht, p. 8, durch Vergleichung der Blüthendurchmesser der bekannten Arten festzustellen, dass seine *R. Schadenbergiana* die zweitgrösste von allen sei und zwischen *R. Arnoldi* und der viel kleineren *R. Patma* stehe. Ich für meinen Theil zweifle nicht daran, dass sie unter Umständen der grössten *R. Arnoldi* gleich kommen werde, lege aber auf diesen Umstand ausserordentlich geringes Gewicht. Für die von ihm gemessene Blüthe gab Schadenberg 80 cm. Durchmesser an, und soviel würde wahrscheinlich die grösste der mir vorliegenden Knospen auch erreicht haben. Denn ihr Durchmesser in geöffneter Zustand wird etwa 60 cm. ergeben, wenn man gar keine Vergrösserung beim Aufblühen annimmt. Und diese, die doch nicht fehlen kann, möchte leicht die restirenden 20 cm. betragen. Für *R. Arnoldi* haben wir nur die Angaben Raffles (*R. Br.* <sup>1)</sup>), der den Durchmesser auf „full a yard," beziffert, und die Jack's <sup>1)</sup>, welcher sagt: „The breadth of the flower across from the tip of the one petal to the tip of the other being little short of three feet." Leider ist bei Miquel <sup>4)</sup> die Grösse nicht angegeben; wenn die Abbildung die natürliche Grösse zeigt, so würde diese nur 54 cm. betragen haben. Die von Suringar <sup>1,2,3)</sup> beschriebene *R. Hasselti* war 59 cm. breit, Beccaris <sup>1)</sup> *R. Tuan Mudae*, die dieser Autor doch später zu *R. Arnoldi* gezogen, 59 cm.. Messungen einer grösseren Anzahl von Blüthen liegen nur für *R. Patma* vor. Und da ist vor allem Anderen die folgende, wichtige, ganz in Vergessenheit gerathene Stelle Blume's <sup>1)</sup> zu erwähnen. Er sagt: „Übrigens muss ich bekennen, die Blumen dieser *Rafflesia* sehr verschieden in Hinsicht der Grösse gefunden zu haben, ohne dass ich die mindeste Verschiedenheit an denselben hätte bemerken können. Die grössten fand ich an sehr feuchten Orten, wo ihr Durchmesser oft 2' noch etwas überstieg; bei andern betrug derselbe kaum 14—16 Zoll, und diese letzteren wurden auf steinigten, mehr trockenen Stellen angetroffen, an welchen der Schmarotzer aus



den Wurzeln des *Cissus* weniger Nahrung einsaugen konnte." Die Blüthe, über welche Teijsmann an de Vriese <sup>1,2)</sup> berichtete und die sich in Buitenzorg im Jahre 1852 geöffnet hatte, bot nur 30 cm. Durchmesser. Und Zollinger <sup>1,3)</sup> giebt an: „die grössten, die ich besitze, haben noch keinen Fuss Durchmesser und die meisten  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{5}$  Fuss. Blume's Exemplare müssen grösser gewesen sein." Haak <sup>2)</sup> endlich giebt für die von ihm abgebildete Blüthe einen Durchmesser von 39 cm. an. Bei der nahen Verwandtschaft der *R. Patma* mit der *R. Arnoldi* wird man nicht fehl gehen, wenn man ähnliche Grössendifferenzen auch bei der letzteren voraussetzt. Und dann wird sich kaum mehr sagen lassen, als dass *R. Arnoldi* und wahrscheinlich auch *R. Hasselti* und *Schadenbergiana* durchschnittlich etwas grössere Blumen als *R. Patma* besitzen. Bezüglich der bei *R. Rochussenii* beobachteten Grössenunterschiede mag auf das weiterhin bei Besprechung dieser Species gesagte verwiesen werden. Wir finden da ähnliche Schwankungen. Es wird sich eben bei den *Rafflesien* nicht anders verhalten als bei den Birnbäumen oder den Chrysanthemen, denen man, um grosse Früchte oder Blüthen zu erzielen, reichliche Nahrung gewähren, an welchen man die Knospen resp die Fruchtausätze bis auf eine ganz geringe Anzahl in früher Jugend entfernen muss.

Über die Färbung der Blüthen von *R. Schadenbergiana* besitzen wir nur die Angaben Schadenberg's, nach welchen Hieronymus <sup>1)</sup> eine Abbildung hat coloriren lassen. Warburg, der nur geschlossene Knospen fand, konnte darüber nichts mittheilen. Nach Schadenberg ist der Tubus aussen braunroth, innen dunkelviolett mit gleichfarbigen Emergenzen. An seiner Mündung ist das Diaphragma mit einer ganzrandigen, fleischfarbigen, bandförmigen Einfassung umgeben. Innen ist das Diaphragma violett; aussen ist es rothbraun mit ockergelben Warzen. Ähnlich sind die Perigonlappen, rothbraun mit gelben Warzen. Die Columna ist braun. Sie scheint sich also von den übrigen Formen der Gattung durch mehr violettbraune Farbentöne und vor Allem durch die gelben Warzen der Perigonlappen zu unterscheiden, von welchen in keiner der andern Beschreibungen die Rede ist.



Wir können wiederum für *R. Patma* die subjectiven Farbangaben verschiedener Beobachter mit einander vergleichen. So sagt Blume <sup>1)</sup> „der bauchigte Theil ist von innen glatt, *bräunlichroth*, die Saumlappen sind *fleischfarbig*, von aussen ziemlich glatt, übersät mit unzähligen kleinen, erhabenen Warzen von weisslicher Farbe. Die Scheibe ist *carminroth*.“ Seine Angaben in der *Florae Javae* <sup>3)</sup> sind blos weniger explicit; die Tafel ist geradezu unrichtig colorirt, da hier der bauchigte Theil innen purpurn, die Lappen weisslich dargestellt sind. Mit Blume's Beschreibung, nicht mit der Tafel stimmen Teijsmann's briefliche Mittheilungen an de Vriese <sup>1,2)</sup> bestens überein. Es heisst da: „La couleur qui domine sur toutes les autres nuances est celle d'ocre brûlé. La couleur de la couronne (*Diaphragma*) est un peu plus foncée, celle des lobes plus claire, celle du centre du disque est plus claire, mais celle du fond élevé et celle des processus surtout à la base est un peu plus foncée que l'anneau, sans être rouge comme dans la figure de Blume. La paroi intérieure du périanthe est presque brune et teinte de la couleur la plus foncée. Les élévations des cinq lobes du périanthe sont de couleur moins foncée que le fond sur lequel elles sont insérées.“ Damit stimmt es trefflich, wenn Haak <sup>2)</sup> sagt: „En dehors les 5 limbes du périanthe ont une couleur violette très foncée, presque noire. En dedans fond brun pourpré parsemé de verrues d'un rosé clair; dôme d'un brun plus foncé que les pétales.“ Junghuhn's <sup>2)</sup> Angaben kommen hier, da sie nach der geschlossenen Knospe gemacht sind, nicht in Betracht. Das Leidener Rijksherbarium bewahrt 2 Original-aquarellskizzen, die der Zeichner des Botan. Gartens, Herr van Aken, seinerzeit in Buitenzorg nach der Natur gemalt hatte. Nach denselben ist die farbige Tab. V bei de Vriese <sup>2)</sup> hergestellt. Die Farbentöne sind hier sehr blass angegeben, eine leicht bräunliche Fleischfarbe bildet den Grundton.

Etwas intensiver scheint zum wenigsten das zuerst gefundene Exemplar der *Raffl. Arnoldi* gefärbt gewesen zu sein. Jack <sup>1)</sup> sagt desbezüglich: „The bud before expansion is of a deep darky red. The inside of the cup is of an intense purple and

more or less densely villous, with soft flexible spines of the same colour (also nicht blau wie in R. Brown's Abbildung), towards the mouth it is marked with numerous depressed spots of *the purest white*, contrasting strongly with the purple of the surrounding substance, which is considerably elevated on their lower side. The petals are brick-red with numerous pustular spots of a lighter colour." Dieses brick-red ist aber gewiss mehr Terra di Siena gewesen, wie ich aus der Färbung schliesse, die die Lappen in der im British Museum verwahrten Originalskizze Sir Stamford Raffles zeigen, und die in der publicirten Abbildung eine beträchtliche Veränderung erlitten hat. Die Abbildung von Miquel <sup>4)</sup> ist roh in der Farbe; im Text werden keinen weitere Angaben gemacht. Wenn es bei Mohnike <sup>1)</sup> heisst, die Corona sei theils von einem lebhaften Purpurroth, theils aber mehr oder *weniger intensiv gelbgefärbt*, so beruht die letztere Angabe wohl nicht auf eigener Beobachtung, sondern auf Übersetzung eines Druckfehlers. Die oben reproducirte Stelle Jack's <sup>1)</sup> ist dem Originalabdruck entnommen, der, äusserst selten, sogar dem British Museum fehlt, und meines Wissens nur in der Bibliothek der Linnean Society vorliegt. Eine Abschrift des Artikels verdanke ich der Freundlichkeit Murray's. Nun ist, wie ich mich überzeugt habe, in Stamford Raffles life <sup>1)</sup>, p. 316 dieselbe Stelle wieder abgedruckt worden, aber anstatt des „and more or less densely villous“ steht hier „densely yellow.“ Diesen Druckfehler hat also Mohnike aufgenommen und, so gut es eben ging, mit dem Übrigen zusammengereimt.

Bei *Rafflesia Hasselti* ist das Perigon nach Suringar <sup>1,2,3)</sup> rothbraun, bei *R. Tuan Mudae* nach Beccari <sup>1)</sup> „di color vinaccia.“ Das Diaphragma dieser Species ist nach den Notizen ihres Entdeckers kirschroth („rosso ciliegio“), der Tubus innen braunroth gefärbt. Die Eingebornen sagten ihm, dass auch das Perigon beim Beginne der Blüthe einen lebhafteren, rothen Farbenton aufweise.

Alles das kommt wesentlich auf dieselbe röthlichbraune Grundfarbe hinaus, und ich glaube mit de Vriese, dass man den localen Abweichungen ins Gelbe und Violette irgend welche

grössere Bedeutung nicht wird zuerkennen dürfen. De Vriese <sup>1)</sup> meint an der angezogenen Stelle: „Les nuances des couleurs varient tant soit peu d'avec la planche I. Il paraît que les couleurs ne sont pas toujours invariables dans les mêmes individus“ und zieht diesen Schluss aus der Vergleichung der hier gar nicht berücksichtigten Farbenangaben, die für *R. Rochussenii* vorliegen. Bezüglich der Inconstanz der Farbe bei Parasiten sei mir gestattet, hier auf die Orobanchen, in specie auf *Orobanche Epithymum* und *Orob. caryophyllacea* zu verweisen. Unter den Tausenden von Exemplaren der letzteren Art, die ich seiner Zeit zu Braedikow bei Nauen in Blüthe sah, konnte man alle Nuancen vom Citronengelb bis zum Rosa und zum Dunkelroth nebeneinander in Menge pflücken. Und wie die Intensität der Färbung bei Schattenpflanzen schwanken kann, weiss jeder, der *Epipogium Gmelini* des öftern zu sammeln Gelegenheit hatte; die tropischen Orchideen bieten weitere Beispiele dafür dar.

Und die im bisherigen dargelegte Unsicherheit bezüglich der Färbungscharacteren der *Rafflesien* wird endlich noch durch den Umstand vermehrt, dass die Färbung sich während der Blüthezeit bei ihnen zu ändern scheint. Schon Blume <sup>1)</sup> giebt an, die Lappen des Perigons seien anfangs flach ausgebreitet, rollten sich jedoch später nach unten um, wobei ihre Farbe nach und nach ins Schwarzbraune übergehe. Dieselbe Umrollung hat auch Schadenberg beobachtet, vgl. Hieronymus <sup>1)</sup>, und es zeigt sie eine geöffnete Blüthe der *R. Rochussenii*, die die Sammlung des botanischen Gartens zu Leiden, in Alkohol conservirt, bewahrt. Bestimmte Angaben über die Farbenänderung der *Rafflesia Patma* entnehme ich einem Brief des Dr. G. Karsten de dato Buitenzorg 4 Dec. 1889, dem Herr Haak in Samarang mittheilte, dass die Blütenfarbe wechsele und vom intensiven Roth, wie es die alte, ungeöffnete Knospe innen zeige, in ein fahles Gelb übergehe.

Für die Darstellung der zweiten Philippinischen Species der *Rafflesia Manilana* Teschem., von deren Aussehen man sich weder nach Teschemacher's <sup>1)</sup> Angaben noch nach R. Brown's <sup>3)</sup>

kurzer diagnostischer Phrase ein Bild machen kann, war ich ausschliesslich auf die im British Museum, bot. Dept. verwahrten reichen Materialien angewiesen, die Cuming gesammelt hat und die auch Robert Brown gedient haben. Mit gewohnter Liberalität hat mir Carruthers deren wiederholtes Studium an Ort und Stelle gestattet; die hier gegebenen Abbildungen sind nach ein paar im Wege des Tausches für das hiesige Institut erworbenen Exemplaren gezeichnet worden. In dem Gefäss, welches die Aufschrift „Saman Cuming“ trägt, sind alle Exemplare ♂, in dem anderen, nicht etikettirten, sind sie sämmtlich ♀. Beide zusammen haben R. Brown zur Herstellung seiner Diagnose gedient. Wir behandeln zunächst die ersteren, auf welche sich die Figg. 7—10, T. XXVI. beziehen. Obwohl in allen Theilen vollkommen ausgebildet und zum Theil, wie es scheint, unmittelbar beim Beginn des Aufblühens gesammelt, zeigen sie doch nur sehr geringe Dimensionen. Bei der mir vorliegenden z. B. ist die Höhe 6 cm., die grösste Breite 7.4 cm., und da in Folge der Abflachung des oberen Theils der Blüthendecke diese grösste Breite ganz nach oben zu liegen kommt, so erhält die ganze Knospe \*) fast Birnform, im Gegensatz zu der von obenher niedergedrückten der *R. Schadenbergiana*. Wie nahe sie der Eröffnung, geht schon aus dem Umstand hervor, dass es möglich war Stücke der Blüthendecke so wegzubrechen, dass theils das Diaphragma, theils unterliegende Perigonzipfel stehen blieben und deren obere Seite sichtbar wurde. Diess ist nicht thunlich, bevor die dem Aufblühen unmittelbar vorangehende Lockerung der Verzahnung erfolgt ist, die die einzelnen Perigonglieder mit einander verbindet. Vorher erhält man bei jedem solchen Versuch nur unregelmässige Bruchflächen, die schräg und quer durch die mit einander verzahnten Oberflächen hindurchlaufen. Das erwähnte kleine Stück der Blüthendecke liess die Beschaffenheit der Innenseite der Perigonlappen erkennen; sie ist mit

---

\*) Die Maasse dieser Knospe sind die folgenden: Durchmesser des Discus 4 cm.; Höhe der Knospe bis zur Scheitelfläche des Discus 4.2 cm.; Distanz der beiden Annulusränder 5 cm.; Breite der Columna unter dem Discus 1.7 cm.; Länge der Processus 3 mm.; Weite des Blüteninnenraums über dem Discus 1 cm.



breiten, stumpfen, an der Oberfläche (noch?) glatten, Warzen besetzt, die von sehr ungleicher Grösse und unregelmässig rundlichem oder eiförmigem Umriss sind, und locker gestellt doch hier und da zusammenzufließen scheinen, so dass das Aussehen der ganzen Blattfläche wohl eine Mittelstellung zwischen dem der *R. Arnoldi* und der *R. Hasselti* oder ev. *Schadenbergiana* dargeboten haben würde. Auf den blosgelegten Aussenflächen der bedeckten Perigonlappen und des Diaphragma erscheinen, ihnen entsprechend, scharf begrenzte flache Gruben. An der best-erhaltenen Knospe des British Museum konnte ich den unregelmässig gekerbten Rand des Diaphragma erkennen; die kreisförmige, seiner Öffnung entsprechende, unter dem Scheitel gelegene Lücke zeigt gleichfalls die Warzenflecke der Perigonblätter auf. Die Insertion des Diaphragma am Tubus ist ungefähr in der Höhe der Scheitelfläche des Discus gelegen; sie wird durch eine sehr auffällige Änderung der Gestalt und Beschaffenheit der Excrescenzen der Innenseite beider, der Ramenta, bezeichnet. So weit diese an dem Tubus stehen, haben sie nemlich ungefähr die Gestalt flacher Hutpilze mit schlankem Stiel und breitem, ganz flachem, annähernd kreisförmigem, nur etwas gebuchtetem, Schirm, dessen Oberfläche gewöhnlich glatt, nur hier und da mit kaum merklichen, rundlichen, Höckern besetzt ist. Ihre Länge beträgt 2—3 mm. Sie stehen derart gedrängt, dass die scheibenförmig verbreiterten Köpfe, einander beinahe berührend, eine durch die zwischenliegenden Lücken gefelderte Ebene darstellen. Am Diaphragma bekommt die Ramentirung urplötzlich anderes Aussehen. Hier sind breite, runde, oder etwas quer verlängerte, flache Höckerwarzen vorhanden, die mit ganz kurzem und dickem Stiel ansitzen und den Warzen der Perigonlappen ähneln. Sie stehen in 3 unregelmässigen Kreislinien, in deren unterster die runde Form vorwiegt, während sie in der obersten alle beträchtlich in querer Richtung verlängert erscheinen. Die Columna ist schlank, säulenförmig, nach unten weit ausladend und in den stark entwickelten, einzigen Annulus endend. Oberwärts verbreitert sie sich zum kreisrunden Discus, der auf seiner oberen, ebenen Fläche in



weiten Abständen die sehr kurzen, kegelförmigen, an der stumpfen Spitze knopfartig verdickten und mit starren abstehenden Haaren besetzten, Processus trägt, deren etwa 14 bis 16 vorhanden sein mögen (R. Brown giebt 11—14 an). Ringsherum ist die wallartige Erhebung des Scheibenrandes zwar vorhanden, aber nur minimaler Entwicklung, lange nicht so ausgeprägt wie bei *R. Schadenbergiana*; der aufgerichtete Rand ist gekerbelt und überall mit ähnlichen, nur etwas kürzeren, Haaren besetzt, wie sie auf den Spitzen der Processus stehen.

Bei einigen Exemplaren sind einzelne, locale, knopfförmige Verdickungen in diesem Rand zu erkennen, die aufs Haar normalen Processus gleichen und die der Vermuthung zur Grundlage dienen können, dass der aufgerichtete Discusrand der *Rafflesi* überhaupt, einem äussersten Kreis mit einander verschmolzener Processus seine Entstehung verdanke. Damit stimmt sehr wohl, dass seine Ausbildung bei den verschiedenen Species mit der grösseren oder geringeren Länge dieser Processus annähernd gleichen Schritt hält, dass er bei *R. Rochussenii*, die gewöhnlich überhaupt keine Processus erzeugt, vollkommen in Wegfall kommt. Die Unterseite des vorspringenden Discusrandes ist bei unserer Form etwas einfacher gestaltet als bei den grossblüthigen Arten (*R. Arnoldi*, *Patma*, *Schadenbergiana*); der auswärtsgerichtete Steilabfall ist nämlich ein wenig nach innen eingezogen und begrenzt unmittelbar die Antherengruben, die ebene untere Fläche, die dort zwischen beide eingeschaltet ist, fehlt hier vollständig. In Folge davon hängen die kugligen Antheren senkrecht herab, und sind sogar ein wenig auswärts geneigt. Bei all' den anderen erwähnten Arten dagegen sind sie derart im eingezogenen Winkel des Discusrandes inserirt, dass ihre Mündung geradesweges gegen die Columna gerichtet ist. Zwischen je 2 Antheren tritt die Fläche dieses Steilrandes als dreieckiger Fortsatz ein, der sich direct in die Scheidewand verlängert, durch die die Antherengruben von einander getrennt sind. Diese Scheidewand, ein dünnes, hohes, flügelartiges Gewebsblatt, ist an ihrem Rande mit langen, einzelstehenden, borstenartigen Processus gefranzt. Dieselben Borsten sind auch an der untersten

Partie der Böschung des Steilrandes entwickelt, oberwärts ist dieser kahl. Eine glatte, glänzende Epidermis überzieht ihn an allen Orten.

Bei den oft erwähnten grossen Rafflesien laufen nun die Antherengruben der ♂ Blüthe an der Columna kaum weiter als bis zur Hälfte von deren Höhe herab; der untere dem Annulus angrenzende, Theil der Böschung ist, abgesehen von der Behaarung, sculpturlos. Bei *Rafflesia Rochussenii* verhält sich diess anders und ebenso bei unserer *R. Manilana*, indem deren Verhältnisse sich durch ganz besonders complicirte und reiche Sculptur auszeichnen, wie diess ein Blick auf die Abbildung besser als jede Beschreibung erläutern wird. Zunächst nemlich ist die Columnarbasis so stark verbreitert, dass sie an der Innenseite des Tubus eine Strecke weit hinaufsteigt, hier mit scharfem, stark vorspringenden Annulus endend, der der Wand des Tubus eng aufliegt, so dass nur eine schmale Spalte zwischen beiden eingreift. Es ziehen ferner die Antherengruben als breite und tiefe durch wallartige Rippen getrennte Furchen bis unmittelbar zum Annulus herab, hier mit stumpf gerundetem Ende abschliessend. Die begrenzenden Rippen, an der Stelle, wo die messerschneidenförmigen, gefranzten, die Antheren scheidenden Lamellen aufhören, am flachsten, erheben sich abwärts mehr und mehr; sie nehmen gegen den Annulus, zwischen den Endigungen der Furchen, fortwährend an Breite zu, zwischen diesen somit dreieckige Flächen bildend, deren Basis nach Aussen liegt, und auf deren Oberfläche kleinere secundäre auswärts divergirende Rippenvorsprünge erscheinen. Dazu kommt nun, dass in der Tiefe der herablaufenden Antherengruben noch weitere, secundäre, am untern Ende in deren gerundeter Böschung verlaufende, secundäre Falten auftreten, deren Zahl nicht bestimmt ist und durch locale Theilung vermehrt werden kann. In den verschiedenen Antherenfurchen einer und derselben Columna habe ich deren je eine, zwei und vier vorgefunden. Sowohl der Annulusrand als auch die primären Rippen und deren Auszweigungen sind nun in unregelmässiger Weise mit Gruppen halbkugeliger, winziger Höcker von fester Consistenz und

glatter Oberfläche besetzt, die am Alkoholmaterial durch ihre fast vollkommen schwarze Farbe aufs schärfste hervortreten. An den in den Gruben gelegenen Secundärkielen sind diese nur selten und spärlich, in deren unteren Theilen, wo sie mit der Böschung verschmelzen, vorhanden. Auch die äussere Böschung des Annulusrandes ist mit ihnen besetzt.

Die weiblichen Exemplare des unetikettirten Glases sind viel schlechter erhalten als die anderen, die Blüthendecke ist überall zerstört, von Tubus und Diaphragma sind nur hier und da noch Bruchstücke vorhanden. Die Höhe der ganzen blührefen Knospe ist nicht zu bestimmen weil die Blüthendecke fehlt, doch wird sie vermuthlich nicht weit von 10 cm. gewesen sein, ihr Durchmesser an der breitesten vorhandenen Stelle beträgt 8—10 cm. Schon hieraus ergibt sich dass die Blüthen etwas grösser sind \*) als die vorher betrachteten männlichen. Die Columna und der Discus sind denen jener sehr ähnlich, doch sind die Processus noch kürzer, nur als breit-kegelförmige, stumpfe, haarlose Warzen entwickelt. Eine unregelmässige Faltung der Discusfläche, die zwischen denselben auftritt, könnte möglicher Weise Folge des schlechten Erhaltungszustandes (Schrumpfung durch begonnenes Eintrocknen) sein. Der Annulusrand liegt nicht so flach auf der Basis des Tubus auf, es bleibt vielmehr zwischen beiden eine Furche in die man von oben hinein sehen kann; eine leichte Anschwellung der aussen angrenzenden haarlosen Zone bietet die Andeutung eines äusseren, immerhin kaum merklichen Ringes dar. Die ganze Unterseite des Discusvorsprunges wird von dem breiten und ausserordentlich deutlichen Narbenring eingenommen, der auswärts ganz scharf gegen den niedrigen, mit glatter schwarzer Epidermis bedeckten, Steilrand des Discus sich absetzt. In flachen Einbuchtungen der gegen die Columna gewandten Seite liegen die winzigen und wenig deutlichen Antherenrudimente, deren 14 vorhanden sein dürften. Die Antherengruben sind ausserordentlich flach und durch niedrige, breite

---

\*) Die weitere Maasse sind: Durchmesser 4.7 cm., des Annulus 5 cm.. Die Höhe des Fruchtknotens 1 cm., dessen Breite 4.5 cm., Die Höhe des verengten Theils der Columna 7 mm., die Höhe der Processus sowie des Scheibenrandes 2 mm.

Stege getrennt, sodass die Columna nahezu einen stumpf polygonalen Querschnitt bekommt. Diese flachen und schmalen Antheregruben ziehen sich indess bis in die Nähe des Annulus herunter; zwischen ihnen werden die Stege immer breiter und fliessen zuletzt mit der Ringfläche zusammen, die ausserhalb der Enden der Gruben sich findet. An den meisten Exemplaren sind diese Sculpturverhältnisse durch schwache Runzelungen undeutlich, die ich gleichfalls der schlechten Erhaltung zuschreiben möchte. In dem vorliegenden Zustande, der demgemäss freilich keine sicheren Schlüsse gestattet, ist die ganze Columna kahl, nur auf der peripheren Fläche des Annulus, auf dessen Rand, und auf seinem äusseren Steilabfall, finden sich die vorhin erwähnten schwarzen Höckerchen vor, zum Theil in solide, fadenförmige Excrescenzen ausgehend, meist spärlich und zerstreut, nur letzteren Ortes dichter gedrängt.

An einem der Exemplare, welches sicher in geöffnetem Zustande eingesammelt worden ist, sind kleine Fragmente der Basis der Perigonzipfel erhalten; ihre runden, denen der männlichen Blüthe ähnlichen, Warzenflecke haben auf der Oberfläche des gleichfalls bruchstückweise vorliegenden Diaphragma flache Dellen hinterlassen. Im Tubus stehen die Ramente im Allgemeinen weniger dicht als bei der vorherbesprochenen ♂ Blüthe, sind hier auch, der Regel nach, kürzer gestielt und weniger stark pilzförmig verbreitert als dort; doch scheinen in dieser Richtung Schwankungen vorzukommen, wie denn ein in einem Leinwandlappen besonders verpacktes Exemplar sich in dieser Beziehung der ♂ Blüthe viel ähnlicher erwies. Niemals aber war die obere Fläche der Ramente so glatt und eben als dort, vielmehr stets mehr oder weniger stark rauh und himbeerartig warzig. Wo die Innenseite des Diaphragma vorliegt, zeigt sie sich ähnlich wie bei der ♂ Blüthe beschaffen; ich habe 2 Ringe von Warzenflecken constatiren können, der 3<sup>te</sup> oberste wird wahrscheinlich auch vorhanden gewesen sein, kam aber, da der Rand durchweg abgebrochen, nirgends zur Beobachtung.

Wir haben im Vorstehenden mit R. Brown<sup>3)</sup> angenommen, dass erstbeschriebene ♂ mit dieser ♀ zu einer Species, der R. Ma-



nilana Teschem. zusammen gehören. Es ist indessen diese Vereinigung beider, in Anbetracht der nicht völligen Identität derselben, mit einiger Vorsicht zu behandeln. Denn erstens wissen wir nicht, wo Cuming seine ♀ Exemplare gesammelt hat, ob in der Provinz Zambales oder auf Leyte, ja, man könnte bei dem Mangel jeglicher Etikette überhaupt zweifeln, dass sie von Cuming herkommen, wenn nicht ihre Erwähnung bei R. Brown in der Diagnose der *R. Cumingii*, sowie die Unmöglichkeit, sie bei irgend einer anderen der bekannten Species unterzubringen, ausreichende Fingerzeige abgeben würden. Was nun die Differenzen anlangt, so sind diejenigen, welche sich auf die Sculptur der Columna beziehen am wenigsten bedenklich, wensschon sie die auffallendsten sind. Denn dergleichen Differenzen sind zwischen den beiden Geschlechtern bei allen *Rafflesien* verbreitet; ein Umstand, der in der Literatur wohl hier und da erwähnt wird, aber doch nicht die Beachtung gefunden hat, die ihm gebührt. Wir werden darauf weiterhin zurückzukommen haben. Auf die geringe Grössendifferenz ist nach dem obengesagten auch gerade kein allzu grosses Gewicht zu legen; die Falten der Discusfläche können von der schlechten Conservirung herrühren. So bleibt denn eigentlich nur die starke Aufrichtung des Annulusrandes und die etwas abweichende Beschaffenheit der Ramenta des Tubus übrig, Charactere, die mir zunächst nicht genügend erscheinen, um eine Speciestrennung zu rechtfertigen. Es ist ja nicht unmöglich, dass diese ♀ Blüthen von dem Fundort in der Provinz Zambales stammen, dass die zugehörigen ♂ grössere Abweichungen von den oben beschriebenen darbieten könnten. Allein diese Fragen müssen offen bleiben; nur neue Materialaufsammlungen von den betreffenden Fundpunkten werden deren endgültige Lösung ermöglichen.

Hier muss denn schliesslich noch der Jagor'schen Pflanze vom Berg Mazaraga in Kürze gedacht werden, an deren Zugehörigkeit zur *R. Manilana* ich gleichfalls kaum zweifle, da die Differenzen sich wahrscheinlich alle aus den durchs Trocknen bewirkten Veränderungen erklären lassen werden. Es liegen von



derselben eine Knospe ♂ Geschlechtes, so wie 3 sehr schlecht erhaltene ♀ Exemplare vor, von denen es ungewiss ist, in welchem Entwicklungszustande sie sich zur Einsammelungszeit befanden. Dass die ♂ Knospe mit *R. Manilana* identisch oder doch nächstverwandt, ergibt sich mit Bestimmtheit aus der Beschaffenheit und Sculptur ihres Annulus und der Columnarseitenfläche, deren Hauptzüge deutlich erkennbar sind, während die Details offenbar deshalb noch fehlen, weil die Knospe in zu jungem Entwicklungsstadium abgenommen wurde, zu einer Zeit, da ihr Discusrand dem Annulus noch fest auflag. Durch das Eintrocknen sind beide dann freilich weit von einander entfernt, der Discusrand nach oben hin umgekrümmt worden. Es lässt sich diess mit Bestimmtheit um deswillen sagen, weil an der gesamten Innenseite des Tubus und des Diaphragma die Ramente, eben gerade nur als winzige Rauigkeiten zu sprossen beginnen. Der Innenraum der Blüthe, der viel enger gewesen sein muss, ist durch die Schrumpfung der Columna erweitert; eben dadurch hat auch der Discus concave Schüsselform, gerade wie bei den von Hieronymus <sup>1)</sup> abgebildeten Knospen der *Schadenbergiana* erhalten. Auffallend ist nur die verhältnissmässig beträchtliche Länge und Ausbildung der Processus, sowie deren grosse Zahl, die das Doppelte der von mir untersuchten typischen Blüthe der *R. Manilana* betragen mag. Im jetzigen trocknen Zustande sind sie kegelförmig, circa 5 mm. lang, mit stumpfen gerundeten Spitzen. Immerhin kann ihre Länge durch Einsinken der zwischenliegenden Theile beim Trocknen vergrössert worden sein. Möglich wäre es also bei alledem, das wir hier eine weitere, aber sicherlich mit *R. Manilana* nächstverwandte, Art vor uns hätten. Die ♀ Blüthe scheint, soweit der sehr schlechte Erhaltungszustand ein Urtheil zulässt, mit der von *R. Brown* untersuchten, durch *Cuming* gesammelten, in den wesentlichsten Zügen gleichfalls übereinzukommen.

Wie *R. Schadenbergiana* sich nahe an die altbekannten Riesenformen der Gattung *R. Rr.* an *R. Arnoldi*, *R. Brown* und *R. Patma Bl.* anschliesst, so hat *R. Manilana* ihre zunächst stehende Form in der bislang blos in West-Java gefundenen *R. Rochussenii*

Teijsm. Binnendijk. Obgleich diese Pflanze von Teijsmann und Binnendijk <sup>1,2)</sup> sowie von de Vriese <sup>1,2)</sup> im allgemeinen ausreichend beschrieben ist, so wird es, später aufgekommener Missverständnisse halber, doch zweckmässig sein, in Kürze auf ihre Distinctivcharactere einzugehen. Die ♀ Blüthen sind in de Vrieses beiden Abhandlungen <sup>1,2)</sup> illustriert; die colorirte, die ♂ Blüthe darstellende, Tafel ist leider nur in der zweiten, überaus seltenen, zu finden. Man vergleiche die hier auf Taf. XXVII, fig. 1, 2 u. 3, gegebenen Bilder.

Auch *R. Rochussenii* weist sehr beträchtliche Schwankungen ihrer Dimensionen auf. Ich kann als Beleg hierfür die Maasse 3<sup>er</sup> Individuen beibringen. Das erste ist die ♂, von de Vriese beschriebene, Blüthe, die eröffnet 14.5 cm. Durchmesser zeigt. Eine weitere, eröffnete Blüthe, in Alkohol conservirt, wird in der Sammlung des botanischen Gartens zu Leiden verwahrt, sie ist schon im Abblühen, ihre Perigonzipfel demgemäss nach unten zurückgeschlagen. Wenn man das nicht berücksichtigt, so ergibt sich bei der Messung ein Durchmesser von 16 cm. Wären die Zipfel gerade ausgestreckt, so würden sie gewiss je 3 cm. mehr ergeben, das ist sehr mässig gerechnet. So würden wir auf einen Gesamtdurchmesser von 22 cm. gelangen. Es hat ferner Göbel von seiner Javanischen Reise eine Anzahl Rafflesienknospen mitgebracht, die theils in Rostock, theils im Berliner Museum sich befinden. Sie waren letzteren Orts, offenbar wegen zu ansehnlicher Grösse, als *Rafflesia Patma* bezeichnet; bei der Durchschneidung einer derselben ergab sich ihre Zugehörigkeit zu *R. Rochussenii*.\*) Einen Hälfte dieser durchschnittenen ♂ Knospe die mir vorliegt, ergibt am Mündungsrand des Tubus bereits 14 cm. Breite. Rechnet man nur die Hälfte dieser Länge

---

\*) Die speciellen Maasse dieser Knospe sind folgende: Höhe der ganzen Knospe 8.7 cm.; Höhe bis zur Scheibenfläche 5.5 cm.; Durchmesser des Annulus 6.5 cm.; Höhe des Innenraums der Blüthe über der Scheibenfläche 1.6 cm.; Vorspringen des Discus über die Columna 2 cm.; Dicke der Columna 3.5 cm.; Höhe derselben 1 cm.; Durchmesser des inneren Wulstes von Processusrudimenten 2 cm. Ein anderes, ebensoweit entwickeltes, ♂ Exemplar derselben Provenienz, dem Rostocker Institut gehörig, zeigte eine Breite von 12 cm.. Eine ebendort bewahrte, in der Eröffnung begriffene, Knospe hatte, in der gleichen Richtung gemessen, zwischen 13 und 14 cm.

auf jeden Perigonlappen, so erhält man schon einen Gesamtdurchmesser von 28 cm. Das ist aber nach Allem, was wir wissen, zu niedrig gegriffen; ich zweifle nicht, dass diese Knospe nach dem Aufblühen 29—30 cm. wenn nicht gar noch mehr, gehabt haben würde. Dann wäre sie also nicht kleiner geworden als die kleinste bekannte, von Teijsmann beschriebene *R. Patma* Bl., die, wie oben erwähnt, 30 cm. bot. Mir selbst liegen Exemplare ♂ und ♀ von *R. Patma* vor, die mir vor längerer Zeit von Scheffer aus Java zugesandt wurden, bei welchen die Discusbreite von 9 cm. nur um 1 cm. die dieser Knospe der *R. Rochussenii* übertrifft.

Wennschon nicht in allen Details correct, giebt doch die Fig. 2, T. 3, bei de Vriese <sup>2)</sup> das Aussehen der vollkommen ausgebildeten, blühreifen ♂ Knospe recht naturgetreu wieder. Man erkennt den einzigen, consolenartig horizontal vorspringenden Annulus, und die Columna, die den weit ausladenden Discus trägt, dessen Rand fast horizontal und messerartig geschärft erscheint. Die betreffende Knospe entspricht dem mir vorliegenden Exemplar aus Berlin auch darin, dass die obere Fläche des Discus, die gewöhnlich ganz eben nur in der Mitte etwas vertieft ist und der Processus vollkommen entbehrt, ausnahmsweise geringe Rudimente derselben erkennen lässt. Es bestehen diese aus einem, die mittlere Delle des Discus umgebenden, Ringwulst von 2 cm. Durchmesser, der unregelmässig gestaltet, wenig erhoben, auswärts geneigt und in dieser Richtung durch eine scharfe Furche abgesetzt ist, sodass er auf dem Durchschnitt jederseits als ein schräg gegen den Rand hingeneigter Zahn erscheint. Das von diesem Wulst umschlossene Gebiet zeigt hier und da kleine Unebenheiten, die, an und für sich kaum merklich, doch durch je eine — oder ein paar schwarze scheitelständige Borsten schärfer hervortreten. Mehrere solche Höcker finden sich in dem Randwulst selbst, hier etwas stärker erhoben und mit einer grösseren Zahl von Borsten besetzt. Ähnliche Beschaffenheit wird gewiss auch das nadelförmige Spitzchen gehabt haben, welches Teijsmann und Binnendijk <sup>1)</sup> an ihrer ersten ♂ Blüthe in der Mitte der mit einem

zierlichen, 5 strahligen, rothen Stern gezeichneten Scheibenfläche vorhanden. Dieser Stern war aber an anderen Exemplaren nicht zu bemerken, und es ergibt sich somit wiederum, wie sehr die Färbung bei unserer Gruppe je nach den Individuen wechselt. Bei de Vriese <sup>2)</sup> T. 2, wo das erwähnte Teijsmannsche Exemplar sich abgebildet findet, ist die erwähnte Sternfigur nicht roth, sondern mehr gelbbraun gemalt. In der zweiten Abhandlung sagen Teijsmann und Binnendijk <sup>2)</sup>, die Scheibe sei mit einem, zwei oder drei sehr kleinen Höckern besetzt; von deren wulstartigen Verbindung wird nichts erwähnt, woraus schon hervorgehen dürfte, dass diese Bildung nur gelegentlich auftritt. Es stimmt das auch mit dem was ich an einigen weiteren Knospen der Rostocker Sammlung constatiren konnte, deren Untersuchung mir Prof. Falkenberg freundlichst gestattete. Leider waren dieselben sammt und sonders männlich. Bei einer in der Eröffnung begriffenen Blüthe und ebenso bei einer blühreifen Knospe war die Scheibe absolut eben, in der Mitte ganz schwach eingesenkt, hier und da mit unregelmässigen Körnchen und leichten Höckern besetzt. Zwei jüngere Knospen, die ich durchschneiden durfte, zeigten das Gleiche; bei einer derselben war indess eine die mittlere Depression umgebende Kreislinie sichtbar, die später vielleicht bei weiterer Ausbildung zum Ringwulst sich hätte entwickeln können. \*)

Ganz ähnliche Beschaffenheit weist den Beschreibungen der Autoren zufolge auch die Scheibenfläche der ♀ Blüthe auf, deren Abbildung bei de Vriese <sup>2)</sup> T. 4, und bei Miquel <sup>1)</sup> Tab. III, zu

---

\*) Die Maasse dieser 3 durchschnittenen Rostocker Knospen sind folgende: N° 1, dem Aufblühen nahe und fertig entwickelt hat 8 cm. Höhe, 12 cm. Breite, eine Breite des Discus vom 7 cm., des vorspringenden Discusrandes von 1.6 cm., der Columna von 4 cm.. Die Höhe der Columna bis zur Discusfläche beträgt 2.3 cm.; die Öffnung des Diaphragma 4 cm.

N° II ist 7 cm. hoch, 7.5 cm. breit. Discusbreite 5.5 cm.; Breite des vorspringenden Discusrandes 1.4 cm.; Breite der Columna 3 cm.; Höhe derselben bis zur Scheibenfläche 1.7 cm.; Breite der Diaphragmaöffnung 2.3 cm.; Weite des beginnenden Blütenraums über den Scheibenmitien 5 mm.

N° III Höhe 6.5 cm. bei gleicher Breite; Weite des beginnenden Blütenraums 5 mm.; Breite des Discus 4.3 cm.. Annulusvorsprung von 3 mm. Länge.



finden ist. Wenn letzterer Autor im Gegensatz zu de Vriese den Scheibenrand unregelmässig aufwärts gebogen findet, so mag das mit der Beschaffenheit der von ihm studirten Materialien zusammenhängen, die, auf dem lebenden Cissusstamm nach Holland gesandt, dort cultivirt wurden, und erst dann zur Untersuchung gelangten, als sich deutliche Zeichen des Absterbens einstellten. In F. 11 bildet Miquel die Processus ab, die, mit Ausnahme eines einzigen lang griffelförmigen, sich als rudimentäre Warzen darstellen. Dass dieser einzige abweichende wirklich der *R. Rochussenii* angehöre, erlaube ich mir nun zu bezweifeln; sollte er nicht vielleicht einer anderen Art vergleichshalber entnommen, ein darauf bezüglicher Vermerk in der Tafelerklärung vergessen worden sein? Es hat Niemand bei unserer Art seither wieder etwas Ähnliches gesehen.

Mit der messerartigen Zuschärfung des horizontalen Scheibenrandes hängt es unmittelbar zusammen, dass dessen Aussen- und Unterseite, einen sehr stumpfen Winkel bildend, beinahe in eine Ebene fallen, doch ist immerhin die beide scheidende, etwas gezähnte, Ringkante deutlich, und so erscheinen sie denn als zwei mässig breite, concentrische Ringe, deren äusserer ganz glatt und kahl ist, während der innere zahlreiche, senkrecht abstehende, lange, derbe Borstenhaare trägt. An der der Columna zugewandten Seite dieser behaarten Ringzone folgen dann die Antheren. Sie sitzen in den oberen Enden der tiefen und weit herablaufenden Antherengruben, zwischen welchen die behaarte Unterfläche des Discusrandes in Form spitzdreieckiger Zähne vorspringt. Der Eröffnungspunkt der Antheren ist senkrecht gegen unten, nicht gegen die Columna gerichtet. Die Antherengruben ihrerseits haben ungefähr die Gestalt von flach gebauten Flusskähnen; ihre Bodenfläche ist fast eben, nur treten dicht unter der Insertionsstelle der Antheren in ihnen, als flache Leisten, mehrere nach abwärts schwindende Kiele, je 3—4 etwa, hervor. Die die Gruben trennenden Stege sind scharfkantig, beiderseits mit schräg abfallender Böschung versehen. Auf der Kante, sowie rings um ihr unteres Ende herum, sind sie mit sehr kleinen, schwarzbraunen, höckerartigen Rauigkeiten besetzt.



De Vriese's Abbildung ist demnach, wennschon nicht absolut genau, so doch annähernd richtig.

Die ♀ Blüthe dieser Species habe ich, wie gesagt, nicht selbst genauer untersuchen können. Indessen scheint hier bezüglich der Columnarsculpturen nach de Vriese's <sup>2)</sup> Abbildungen Taf. 4, Fig. 2, zu urtheilen, eine ähnliche Differenz wie zwischen R. Patma ♂ und ♀ obzuwalten. Die im ♂ Geschlecht behaarte Unterfläche des Discusrandes wird hier zur kahlen und glatten Narbenzone; an deren unteren Grenze die winzigen Antherenrudimente gelegen sind. Die zugehörigen, an der Columna herablaufenden Gruben sind in Form von schmalen Rinnen entwickelt, und durch breite, völlig ebene, den Kielen der ♂ Blüthe homologe, Zwischenstreifen von einander geschieden.

Noch erübrigt die Besprechung der Beschaffenheit der Innenfläche des Perigons. Die Lappen desselben konnte ich an der in Eröffnung begriffenen Rostocker Blüthe auf ihrer ganzen Fläche studiren. Sie erwies sich ganz dicht mit kleinen, einfachen, unverzweigten, rundlichen Höckern verschiedener Grösse besetzt. Am Rand sind nur die grösseren vorhanden, etwa 2 mm. im Durchmesser bietend; weiter gegen die Mitte treten in den Zwischenräumen die kleineren in Form einer unregelmässigen Runzelung hinzu. Äusserlich sind diese Blattlappen, so weit frei, vollkommen glatt, soweit in der Aestivation gedeckt, mit Vertiefungen bedeckt, die dieser Höckerung durchaus entsprechen. Betrachtet man die Innenseite in dem Ausschnitt des Diaphragma der noch geschlossenen Knospe, so erscheint dieselbe, infolge der engen Aneinanderdrängung aller dieser Höckerchen ganz gleichmässig gekörnelt. Der Tubus Perigonii beginnt unter dem gegen aussen gerichteten Steilabfall des Annulus, der mit schwarzen Körnchen besetzt ist, mit einer schmalen, der Ramenta baren Ringzone, dem Aequivalent des, als solchen nicht vorhandenen, Annulus exterior. Im übrigen ist er in seiner ganzen Ausdehnung aufs dichteste mit lang gestielten, gracilen, hier und da gegabelten Ramenten bedeckt, deren Spitze, kolbenförmig angeschwollen, eine scheitelständige Abplattung zeigt, und die Andeutung der Regenschirmform bekommt, die in so

exquisitem Maasse bei *R. Manilana* hervortritt. Die Länge der untersten Ramenta beträgt 7 mm.; sie nehmen oberwärts allmählig ab. Auf die Innenseite des Diaphragma geht die Ramentation ganz continuirlich über, unter stets abnehmender Länge und steter Verbreiterung und Abplattung des regenschirmartigen Köpfchens, sodass hier die Ähnlichkeit mit der *R. Manilana* zunimmt.

Doch wird die Breite der Köpfe, die Pilzgestalt der Ramenta, niemals so auffallend wie bei jener. Ausserhalb der letzten stiellosen Excrescenzen folgt endlich der Rand des Diaphragma, eine schmale, etwa 2 mm. breite, ganz glatte und glänzende Ringzone bildend.

Die hier gegebene Darstellung basirt auf dem durchschnittenen Exemplar des Berliner Museums; die Rostocker Knospen zeigen jedoch, dass Variationen vorkommen können. An einer von diesen nemlich war die Ramentation des Diaphragma viel weniger dicht gedrängt, die Längenabnahme des Stiels ging viel rascher vor sich, sodass denn schliesslich der glatte Rand viel breiter und minder regelmässig begrenzt erschien. Ähnlich dürfte es sich bei dem von de Vriese<sup>2)</sup>, Taf. 3, Fig. 11, abgebildeten Perigonfragment einer ♂ Knospe verhalten haben. Ob aber die Dicke der Stiele der basalen Ramente, die runzelige Beschaffenheit ihrer oberen Flächen, genau der Natur entsprechen, oder etwas summarischer Skizzirung ihren Ursprung verdanken, das wage ich nicht zu entscheiden.

Bei der Besprechung der *R. Schadenbergiana* ist der nahen Beziehungen wiederholt Erwähnung geschehen, die diese Species mit *R. Arnoldi* und den ihr nächstverwandten Formen bietet. Da muss denn nun zum Schluss noch etwas eingehender von den Characteren geredet werden, die diese Formen unterscheiden. Denn nur *R. Arnoldi* und *R. Hasselti* sind durch *R. Brown* und *Suringar* mit genügender Ausführlichkeit beschrieben und mit der nöthigen Genauigkeit abgebildet. Für *R. Patma* steht, ungeachtet der reichen Literatur und der vielen, zumal neuerdings von *Haak*<sup>1,2)</sup> gegebenen Figuren beides noch aus. Und die dadurch bedingte Unklarheit ist bereits *Miquel*<sup>3)</sup> aufgefallen; sie hat neuerdings *Beccari*<sup>3)</sup> zu dem Versuch bewogen, die

Grenze zwischen R. Arnoldi und Patma zu verrücken, wogegen freilich Suringar<sup>1,2,3)</sup> bald lauten Protest erhoben hat. Ich selbst habe, bevor ich R. Arnoldi genauer ex autopsia kannte, Becconi's Ansicht zugeneigt. Um deren Entstehung begreiflich zu machen, muss ich nun noch einmal auf die so oft dargestellte Entdeckungsgeschichte der R. Arnoldi zurückkommen, deren Details von den Autoren nicht durchweg richtig gegeben werden, und die ich durch Heranziehung der hierzu noch nicht benutzten Lebensgeschichte Sir Stamford Raffles<sup>1)</sup> noch etwas habe vervollständigen können.

Sir Stamford Raffles, im October 1817 von der Ostindischen Compagnie zum Lieutenant Governor von Benkoelen ernannt, hatte sich zu Portsmouth eingeschifft und war am 22<sup>ten</sup> März 1818 in seiner neuen Residenz angekommen. Schon im Mai machte er, begleitet von Lady Raffles und Dr. Arnold, eine Excursion nach Manna Pasummah und Cawoor, von der er am 3<sup>ten</sup> Juni zurückkam. Auf dieser Reise wurde die R. Arnoldi von eingeborenen Trägern gefunden, die Dr. Arnold hinzuriefen. Dieser schnitt die tragende Wurzel ab und liess die Blume ins Zelt bringen, wo sie von Sir Stamford Raffles selbst skizzirt wurde. Dass diese erste Zeichnung von Raffles'Hand herührte, geht aus einem Brief an die Herzogin von Somerset de dato „On board the Lady Raffles off Sumatra, July 11<sup>th</sup> 1818,“ hervor, in welchem es (Raffles<sup>1)</sup>) heisst: „I have made a very rough sketch of it myself, but it is not in that state that I could venture to present it.“ Da die Blüthe in toto in Alcohol conservirt werden sollte, wurde sie den eingebornen Trägern zur Weiterbeförderung übergeben. Da diese aber unachtsam waren, wurde das ganze Perigon, sammt Diaphragma, von Insecten zerstört, und man konnte schliesslich nur die Columna nebst einigen von Dr. Arnold auf derselben Wurzel gefundenen Knospen in Alcohol bergen. Schon in Cawoor war Arnold schwer an Fieber erkrankt, hat aber doch die Reise bis zu Ende mitgemacht. Horsfield sagt in einem Brief an Lady Sophia Raffles vom 31 Dec. 1829: (Raffles<sup>1)</sup> pag. 628) „When we arrived (in Benkoelen) he has already performed an extensive excursion to the Pas-

summah district etc." und weiter: „one of the first objects of curiosity I observed on my arrival in his hospitable residence was a drawing of the plant in the hands of Dr. Arnold." Da, wie sich aus anderen Stellen ergibt, Arnold's Farbenskizze damals noch nicht fertig sein konnte, so wird, was Horsfield sah, die von Raffles hergestellte Zeichnung gewesen sein. Schon im Anfang Juli trat Raffles wieder, von Horsfield und Dr. Arnold begleitet, eine Reise in die Padangsche Bovenlanden an. Man schiffte sich auf der „Lady Raffles" nach Padang ein, und besichtigte unterwegs die von Ersterem aus Java gebrachten Pflanzenschätze \*). Arnold ist also noch nach Padang gelangt, wird aber weiterhin nicht mehr erwähnt und dürfte deswegen dort fieberkrank zurückgeblieben sein. Da Raffles (R. Br. 1) de dato Benkoelen, 13 Aug. 1818, an Sir Joseph Banks schreibt, dass Arnold, vor der Rückkehr nach Benkoelen, vor etwa 14 Tagen am Fieber gestorben sei, so muss sein Tod entweder zu Padang oder an Bord der Lady Raffles eingetreten sein. Im Nachlass hat Raffles dann einen, an Bord auf der Reise nach Padang angefangenen, Brief mit der Entdeckungsgeschichte der Pflanze, gefunden, der bei R. Brown 1) abgedruckt ist, und ausserdem die halbfertige Farbenskizze die in diesem Brief erwähnt wird, und zu deren Anfertigung offenbar die Originalaufnahme Raffles' benutzt worden war. Es heisst dann in Raffles' Brief an Sir Joseph Banks weiter: „but we (Horsfield und Raffles) have finished the drawing of the whole flower." Horsfield hat endlich, den Nachlass nach England gebracht, und so ist denn die erwähnte Farbenskizze durch Banks und R. Brown's Hände endlich ins British Museum gelangt, in welchem ich sie zu studiren Gelegenheit hatte. Eine photographische Nachbildung, die ich der Freundlichkeit Herrn Gepp's verdanke, ist auf Taf. XXVIII, Fig. 1, reproducirt. Sie liegt, wie weiterhin zu erörtern sein wird, dem schönen Habitusbild Francis Bauer's zu Grunde. An Arnold's Stelle trat dann bei Sir Stamford Raffles William Jack. Dieser hatte im Jahr 1819 Gelegenheit, zahlreiche Knospen zu unter-

---

\*) *Anmerkung.* Man vergleiche desbezüglich das in der Einleitung zu Horsfield und Bennett *Plantae Javanicae rariores*, p. XV, Gesagte.



suchen, von welchen eine grössere Zahl nach England gesandt wurde. In einem Brief an R. Brown <sup>1)</sup>, de dato Benkoelen 2 Juni 1820, macht er Angaben über die ♀ Knospe, die er der männlichen ganz ähnlich findet. Ohne von R. Brown's Publication zu wissen hat Jack <sup>1)</sup> dann der Pflanze den Namen R. Titan beigelegt.

Die seltene Publication, die seine Beschreibung enthält, ist in der Missionspresse zu Benkoelen gedruckt, nicht datirt, und folgendermaassen betitelt: „Appendix. Description of Malayan-plants N° III.“ Murray schreibt mir, dass N° I in 2 Theilen im ersten Band der Malayan Miscellany zu Benkoelen erschienen ist, N° II dagegen im zweiten Band desselben Journals. Desswegen wird der Appendix vermuthlich zum zweiten Bande zu beziehen sein. Da, nach Pritzel, Malayan Miscellany, I und II von 1820—22 erschienen sind, Jack aber im September 1822, auf der Rückreise nach England, an Bord gestorben ist, so wird dieser Appendix wahrscheinlich erst nach seinem Tode erschienen sein. Die darin gegebene Beschreibung enthält nun folgende Stelle: „The perianth is cyathiform, narrowed at the mouth, which is further contracted by a nectarial ring, which surrounds it leaning inward.“ Man sieht, dass ihm R. Brown's <sup>1)</sup> Abbildung, die das Diaphragma ganz anders, fast gerade aufgerichtet, darstellt, unbekannt war; man sieht ferner, dass er sowohl als Raffles, der doch das ursprüngliche Exemplar selbst gezeichnet hatte, und die später angekommenen gewiss besichtigte, keinen Unterschied zwischen ihnen allen fand. Das deutet schon auf einen Fehler in R. Brown's Zeichnung hin, den auch Suringar <sup>1, 2, 3)</sup> vermuthet, der in der That vorhanden, und auf den weiterhin zurückzukommen sein wird. Über die Frucht spricht sich Jack <sup>1)</sup> ziemlich undeutlich aus, so dass ich vermuthet, dass ihm dieselbe in reifem Zustand nicht vorgelegen haben werde. Das von R. Brown <sup>3)</sup> später beschriebene Exemplar war, wie dieser ausdrücklich, p. 227, sagt „found among the numerous flower buds in various states which were received from Sumatra by Sir Stamford Raffles long after his return to England.“ Wenn R. Brown <sup>3)</sup> später die Differenzen der weiblichen von seiner früher beschrie-



benen ♂ Blüthe nicht erwähnt, so wird das wohl damit zusammenhängen, dass damals sein Bestreben mehr auf die Festlegung des Genus und dessen systematischer Stellung als auf die Species-Characterere gerichtet war.

Im October 1824 entdeckte C. L. Blume auf der Insel Noessa Kambangan, an der Javanischen Südküste bei Tjilatjap gelegen, die zweite Species, die *R. Patma* Bl., von welcher eine grössere Anzahl von Knospen, sowie mehrere geöffnete Blüthen gefunden wurden. Der ausführliche, später in der Literatur kaum mehr citirte, Fundbericht ist aus der Batavia'schen Zeitung von Nees von Esenbeck (Blume <sup>1)</sup>) für die Flora übersetzt worden. Hält man nun diesen Fundbericht mit dem an verschiedenen Stellen in der Flora Javae Gesagten zusammen, so ergibt sich, dass die dort gelieferte Abbildung der Blume nach unvollkommenem Material später zusammengestellt worden ist, und dasselbe glaube ich auch für das Durchschnittsbild auf Taf. III, Fig. 1, behaupten zu dürfen. — Denn Blume selbst, und viele seiner Begleiter erkrankten in Tjilatjap so heftig, dass der letzteren mehrere starben, und dass nur die botanischen Sammlungen mit Mühe gerettet werden konnten, alle anderen aber verloren gingen. Es heisst in der Einl. zu Fl. Javae, p. V.: „Ipse demum febris continua violentissima, ob paludes littoreas Europaeis perniciosissima, correptus, vix amplius mentis adeo compos fui, ut relictis extemplo uliginibus pestiferis, comites quam possent, longissime recedere juberem. In hoc flebili statu quum res essent nil nisi plantae aegre servari potuerunt etc.“ In der Beschreibung von *Brugmansia* sagt Blume <sup>2)</sup>, p. 5: „Speciminis dein *Rafflesiae* quod adhuc superstes mihi gratulabar ratione eadem persecti, sciagraphiam, licet rudiorum, illico elaborandam curavi, quam postea H. Schlegel, de zoologia merittissimus, diligentius deformavit.“ Das Bild ist also unter Mitwirkung verschiedener Personen, aus der Erinnerung, unter Benutzung eines, mit grösster Wahrscheinlichkeit trocknen, Exemplares, und vielleicht einiger an Ort und Stelle gemachter Notizen und flüchtigen Skizzen zusammengestellt worden. Man muss mit Suringar <sup>3)</sup> anerkennen, dass es bei solcher Entstehung

noch immer ganz leidlich ausgefallen ist. Wenn de Vriese<sup>1)</sup> den dicken Wulst, der sich über den Blüthentubus der von oben gesehenen Blume erhebt, so unerklärlich findet, so ist mir das unbegreiflich, da man in demselben sofort das, allerdings ein wenig verzeichnete, Diaphragma erkennt. Das Durchschnittsbild, T. III, Fig. 1, wird als Beweis für das Vorkommen von Zwitterblüthen angeführt. Nun ergibt sich aber aus einer unten folgenden Notiz Blume's, die in der Beschreibung der *Brugmansia Zippelii* steckt, dass zur Zeit der Entdeckung überhaupt kein Durchschnitt der Blüthe hergestellt worden war, daher es auch kommt, dass in der ersten Beschreibung (Blume<sup>1)</sup>) die schwarzen Knötchen auf dem Annulus interior für Sporidien erklärt wurden. Als nun Zippelius die *Brugmansia*, die in der That zwitterig ist, zuerst nur in einem einzigen, geschlossenen Exemplar gefunden hatte, entdeckte man in diesem den Fruchtknoten, und es lag nahe, die hier thatsächlich bestehende Zwitterblüthigkeit auch auf die *Rafflesia Patma* zu übertragen. In dem einzigen geretteten Exemplar derselben konnten auch, wenn es, wie wahrscheinlich, ♂ war, durchs Trocknen, ähnlich verlaufende Gewebsspalten entstanden sein, die dann bei der Untersuchung als Fruchtknotenspalten gedeutet wurden. Der dieser Interpretation zu Grunde liegende Satz Blume's<sup>3)</sup>, p. 5, lautet „Quare iconibus partium externarum delineatis, structuram intimam [der *Brugmansia*] ratione, quae tunc optima mihi visa est, dilucidare tentavi. Sectione nempe plantae totius necnon radicis, cui inhaeserat, transversa facta — id quod prius in *Rafflesiae* exploratione neglectum doleo — sub columna, quae uti in *Rafflesia*, diversae tamen figurae, interiori in perianthio assurgit, aperturas numerosas longitudinales, quarum parietes corpusculis innumeris, parvis, curvatis, sub microscopio sporis Cryptogamorum complurium simillimis, vestiti essent, stupens intuebar.“

Nach den Niederlanden zurückgekehrt, hat Blume selbst offenbar weitere getrocknete Materialien von der *Rafflesia* von Noessa Kambangan erhalten, die sich noch heute im Rijksherbarium vorfinden. Alle diese Exemplare aber haben durchaus keine kahle

Innenfläche der Tubus, sind vielmehr durchweg mit Ramenten besetzt, die freilich nicht so lang gestielt, so dicht gedrängt wie bei *R. Arnoldi* ausfallen, sondern mehr als sitzende, unregelmässig rauhe, Warzenvorsprünge erscheinen. Auf derselben Insel ist die Pflanze später von vielen Personen gefunden worden; schon de Vriese <sup>1,2)</sup> hatte zahlreiche, daher stammende, Alkoholmaterialien erhalten, die heute im Bot. Garten zu Leiden und im British Museum verwahrt sind. Mit vollem Recht sagt er von denselben, p. 5: „Interior eaque inferior superficies illius partis quae tubus vocatur, tuberculis parvis subconicis, obtusis, solitariis vel subgeminis, est obsessa (Fig. 14) nec ideo glaberrima dicenda est.“ Mit dem Citat der Fig. 14 freilich, ist ihm ein Irrthum untergelaufen, denn diese Figur stellt eine Fruchtknotenspalte mit jungen Ovularzapfen dar, und wird auch in der Tafelerklärung richtig als solche bezeichnet. Von der Richtigkeit dieser de Vriese'schen Correctur der Blume'schen Beschreibung habe ich mich persönlich an allen den vorher erwähnten Materialien, sowie an Exemplaren überzeugt, die mir Scheffer seiner Zeit freundlichst übersandt hatte. Im Vergleich mit *R. Arnoldi* hätte Blume den Tubus seiner *R. Patma* wohl immerhin glatt nennen können; ich möchte aber beinahe vermuthen, dass das einzige von ihm gerettete, seiner Beschreibung zu Grunde liegende, Exemplar eine noch nicht völlig ausgebildete Knospe war, in der dann leicht die Höcker der Innenfläche noch nicht ordentlich entwickelt sein konnten, über welche er Notizen an Ort und Stelle zu machen versäumt haben mag. Junghuhn <sup>2)</sup> Mohnike <sup>1)</sup> die sie später am gleichen Orte untersuchten, geben leider über diesen Fragepunkt nichts an; auch bei Haak <sup>1,2)</sup> ist weder in der Beschreibung noch in den Zeichnungen etwas von den Warzen des Tubusinnern zu finden, obschon seine Pflanzen, wie ich mich in Leiden überzeugte, mit denen de Vriese's durchaus identisch sind. Wenn man freilich die Diagnose der *R. Patma* Bl. in (DC. Prodr. XVII) liest, dann wird man zu der Meinung verleitet dass der kahle Tubus *Perigonii* ihren Hauptdistinctivecharacter gegenüber *R. Arnoldi* darstelle, während deren in Wirklichkeit doch zahlreiche andere, viel

bessere und schärfere, vorhanden sind, wie die unten folgende systematische Übersicht der Gattung zeigen soll.

Zu einer neuen, kritischen Durchmusterung der vorhandenen Literatur sah sich Beccari gelegentlich der Untersuchung einer von ihm in Borneo gefundenen *Rafflesia* veranlasst. Er hat darüber bloss eine vorläufige Mittheilung <sup>1)</sup> publicirt, in welcher die Pflanze zu Ehren seines Freundes, des Radjah oder Toewan Moeda \*) von Sarawak, Sir Charles Brooke, *R. Tuan Mudae* genannt wurde. Später hat er sie für identisch mit *R. Arnoldi* angesehen. <sup>3)</sup> Wir kommen weiter unten auf diese *R. Tuan Mudae* zurück. Als Beccari nun damals auf die Originalquellen zurückging, konnten ihn die mancherlei in denselben vorhandenen, im Obigen dargelegten, Incongruenzen der verschiedenen Beschreibungen nicht verborgen bleiben, die er dann in seiner zu Buitenzorg geschriebenen Abhandlung <sup>2)</sup> in folgender Weise sich zurecht zu legen versuchte. Er meint: <sup>1)</sup> „auf Noessa Kambangan wachsen zwei Arten von *Rafflesia*, einmal Blume's *R. Patma* mit glattem *Tubus perigonii*, und dann eine zweite von de Vriese beschriebene und irrthümlicher Weise als *R. Patma* bestimmte, die thatsächlich mit der *Raffl. Tuan Mudae*, der *R. Titan Jack* und *R. Arnoldi* *R. Br.* ♀ identisch ist. Wahrscheinlich hat *R. Brown* 2 Species in seiner *R. Arnoldi* vereinigt, deren eine, die ursprüngliche *R. Arnoldi*, nur im ♂ Geschlecht bekannt, sich durch das aufrechte, weit offene *Diaphragma*, und den nach innen gebogenen Rand des *Discus columnae* von der anderen, nur ♀ bekannten, *R. Titan Jack* unterscheidet. Zu letzterer würde *R. Tuan Mudae* Beccari gehören.

Was nun zunächst den zweiten dieser Sätze anlangt, so verschliesst sich Beccari ja nicht der Möglichkeit, dass die Differenzen auf Fehlern der Zeichnung beruhen könnten; er hält das aber nicht für wahrscheinlich und sagt ausdrücklich: „*Dubbio però mi sembra tuttavia, se Brown abbia descritto una sola, oppure due specie di Rafflesia, vale a dire se la R. Arnoldii* ♂ *sia una specie differente della R. Arnoldi* ♀. Ed il dubbio non è leggiero, poichè la figura della pianta ♂ è stata fatta sul luogo da per-

\*) Toewan Moeda heisst auf deutsch »junger Herr.«



sone, che hauno preso grandissimo interesse alla scoperta e perchè nel testo beschreibendosì la corona si dice: „The nectarium was cyathiform becoming narrower towards the top,” ciò che corrisponde alla figura.” Ganz abgesehen davon, dass ich das Letztere durchaus nicht finde, übersieht er dabei, dass nicht Jedermann so künstlerisch vollendete, naturwahre Zeichnungen zu liefern im Stande ist, wie er selbst. Hätte er die Sumatraner Originalskizze, die Francis Bauer für sein Habitusbild zu Gebote stand, gesehen, er würde diesen Satz gewiss nicht geschrieben haben. Wie oben bereits gesagt, neigte ich mich früher derselben Ansicht zu, von der ich durch deren Kenntnissnahme gründlich kurirt wurde. Ich gebe in T. XXVIII, Fig. 1, eine photographische Verkleinerung dieses Originalblattes, die mit Carruthers Erlaubniss Herr Anthony Gepp im British Museum für mich aufzunehmen die grosse Freundlichkeit hatte. Da die Columna der Blüthe mit ihren Processus noch vorhanden ist, so kann man die bei R. Brown <sup>1)</sup> richtig dargestellte Form der letzteren mit der Darstellung dieses Blattes vergleichen, Man sieht dann wie sehr dasselbe von unkünstlerischer Hand hergestellt ist. Um in das Innere des Tubus hineinsehen zu können, hat man die Blüthe in schräger Stellung aufgenommen. Und dabei sind Verkürzungsfehler untergelaufen, denen u. A. die Darstellung des Diaphragma ihre Entstehung verdankt. Francis Bauer, dem das Originalbild zu roh erscheinen mochte, hat dasselbe nun in andere Lage umgezeichnet, natürlich ohne seine Fehler bessern zu können, und dadurch treten diese nur um so stärker hervor. Es wäre viel besser gewesen, es tale quale zu publiciren.

Im British Museum findet sich aber noch ein Stich von riesiger Grösse und roher Ausführung, bezeichnet „*Rafflesia Arnoldi* two thirds of the natural size. Weddell delineavit et sculpsit.” Dieser Weddell hat von 1825 bis 1837 verschiedene Tafeln für die Linnean Transactions gezeichnet. Ob diese Abbildung je publicirt worden ist, habe ich nicht zu eruiren vermocht; sie stimmt indessen bis aufs kleinste, auch in ihren Fehlern, mit einem WachsmodeLL überein, welches jetzt im Kew Museum verwahrt, dorthin bei der Auflösung der Sammlung



der Horticultural Society of London gekommen ist. Dasselbe dürfte also nach jener Weddell'schen Tafel, wann und von wem weiss ich leider nicht, gefertigt sein. Hier ist das Diaphragma corrigirt; es ist indessen viel zu hoch, und gegen den Rand mit widernatürlicher, gegen aussen concaver Krümmung erhoben, wie Fig. 2, T. XXVIII, ausweist, die gleichfalls eine verkleinerte Photographie Gepps reproducirt. Die Annahme liegt nahe, der Künstler habe diese Correctur unter dem Eindruck der inzwischen erschienenen Blume'schen Abbildung der *R. Patma* angebracht.

Die Unterscheidung einer *R. Arnoldi* ♂ und einer *R. Titan* ♂ auf Grund der Beschaffenheit des Diaphragma, wird mit dem Gesagten, wie ich glaube, als hinfällig anerkannt werden müssen. Die beiden anderen Charactere, die *R. Brown's* ursprüngliche ♂ Blüthe auszeichnen, der einwärts gebogene Discusrand nemlich, und die sehr zahlreichen, ungleichen und unregelmässigen Processus, bleiben freilich bestehen; am Originalexemplar kann sich Jedermann von der Exactheit der Analysen Francis Bauer's überzeugen. Ich kann jedoch dem so grösse Wichtigkeit nicht beilegen. Wir wissen, wie sehr die Gestaltung der Processus bei einer und derselben Art variiren kann (vgl. z. B. das über *R. Rochussenii* Gesagte); den einwärts gekrümmten Rand habe ich, bei *R. Schadenbergiana* wenigstens, streckenweise in derselbe Blüthe mit der normalen Gestaltung zusammen gefunden. Und wenn endlich Beccari<sup>3)</sup> für seine Ansicht anführt, dass *R. Titan* Jack aus einer anderen Gegend Sumatra's als *R. Arnoldi* *R. Br.* stamme, so kann ich hierfür einen Anhalt in der Originalliteratur in keiner Weise finden. Jack<sup>1)</sup> sagt bloss: „It was, as already mentioned, first discovered by Sir Stamford Raffles in the forests of Passumah Ulu Manna, and the specimens were forwarded by him to England in 1818. In the following year numerous additional specimens were procured from various parts of the country etc.“

Was endlich den ersten Satz Beccari's betrifft, so beruht derselbe ganz zweifelsohne darauf, dass sein Autor die echte *R. Patma* Bl. nicht kannte und nur nach de Vriese's<sup>1,2)</sup> Figu-

ren urtheilt, die allerdings die wirklich vorhandenen, zahlreichen Unterschiede nur zum allergeringsten Theil, und dann nur andeutungsweise, wiedergeben. Nach Einsicht aller der Originalmaterialien kann ich mit aller Bestimmtheit versichern, dass auf Noessa Kambangan bislang nur eine einzige Species, die echte *R. Patma* Bl., gefunden worden ist.

*Rafflesia Arnoldi* und *Patma* dürften damit erledigt sein. Es bleiben nur noch *R. Hasselti* Sur. und die kaum bekannte *R. Horsfieldii* R. Brown kurz zu berühren. Die erstere ist zweifellos eine wohlunterschiedene Art, für die die von Suringar<sup>1,3)</sup> gut dargestellte Sculptur der Columna ganz charakteristisch ist. Dazu kommen die grossen zusammenfliessenden Warzenflecken der Perigonlappen. In Beccari's Herbar habe ich einen getrockneten Perigonsaum gesehen, der im Hinterland bei Padang gesammelt ist, und dieselben zusammenfliessenden Flecken zeigt, also wohl auch zu dieser Species gehören dürfte. Und im Rijks-herbarium zu Leiden sind mehrere Sumatranische Originalskizzen von Korthals verwahrt, die Suringar mit Zweifel hieherzieht. Ihre Perigonlappen sind auffallend grossfleckig; die Flecken fliessen indess nicht zusammen. Ich wage nicht, über diese Bilder, deren Photographien ich Suringar's grosser Freundlichkeit verdanke, mich auszusprechen. Eines derselben stellt den Durchschnitt der ♀ Blüthe dar, die wir von der sicher gestellten *R. Hasselti* leider noch nicht kennen.

Der Name *Rafflesia Horsfieldii* R. Br. endlich wird, darin stimme ich mit allen neueren Autoren überein, gänzlich casirt werden müssen, da er auf eine, nicht mehr erhaltene, unvollkommen entwickelte Knospe begründet ist, deren von Horsfield angefertigte Zeichnung ich im Brit. Mus. nicht habe auffinden können. Von den Autoren wird meistens angegeben, dass über diese Form nur die ganz kurze Diagnose in R. Brown's zweiter Abhandlung<sup>3)</sup> existire. Indessen ist dabei übersehen, dass schon in der ersten Abhandlung desselben Autors an zwei Stellen von dieser Pflanze die Rede ist. Einmal nemlich wird sie in Arnold's Brieffragment, p. 205, erwähnt, wo es heisst: „I have seen nothing ressembling this plant in any of my books;

but yesterday in looking over Dr. Horsfield's immense collections of the plants of Java, I find something which perhaps may approach to it; at any rate the buds of the flower he has represented grow from the root precisely in the same manner: his drawing, however, has a branch of leaves and I do not observe any satisfactory dissections. He considers it as a new genus: but the difference of the two plants appears from this, that his full blown flower is about three inches across, where as mine is three feet." Und weiter sagt R. Brown selbst, p. 224. „The plant in question, which has been found in Java by Dr. Horsfield several years before the discovery of *Rafflesia Arnoldi*, only however in the unexpanded state, is represented in the figure to as springing from a horizontal root in the same manner as the great flower, like which also it is enveloped in numerous imbricate bracteae, as having a perianthium of the same general appearance, with indications of a similar entire annular process or corona at the mouth of the tube, a pustular inner surface and a central column terminated by numerous acute processes. It is therefore unquestionably a second species of the same genus etc." Und in einer Anmerkung heisst es: „This second species may be named *Raffl. Horsfieldii* from the very meritorious naturalist by whom it was discovered. At present however the two species are to be distinguished only by the great difference in size of their flowers, those of the one being nearly three feet, of the other hardly three inches in diameter." Es ist also nicht zu bezweifeln, dass die Gattung *Rafflesia* zuerst von Horsfield entdeckt worden ist. Wenn Hooker DC. Prod. in dieser *R. Horsfieldii* ein Synonym der *Rochussenii* findet, so kann ihm dafür nur die angegebene geringe Blüthengrösse maassgebend gewesen sein. Aber diese ist, da nur Knospen nicht sicher bestimmten Alters vorlagen, bloss nach deren Durchmesser erschlossen worden. Ich bin mit Miquel <sup>1)</sup> vollkommen überzeugt, dass es sich einfach um jugendliche *R. Patma* handelt. Das beweisen schon die „numerous acute processes", die bei *Rochussenii* nicht vorhanden sind. Hätte Horsfield den Fundort genauer angegeben, so würde eine noch viel sicherere Identifi-

cation seiner Pflanze möglich sein. Denn während *R. Rochussenii* bislang nur in der Umgegend von Buitenzorg an den Gehängen des Vulkans Salak gefunden ist, scheint *R. Patma* eine ziemlich weite Verbreitung zu haben, wiewohl sie gerade im Westen um Buitenzorg nicht gefunden wird. Besonders genaue Berichte besitzen wir über ihr Vorkommen auf Noessa Kambangan durch Blume <sup>1, 3)</sup>, Zollinger <sup>1, 2, 3)</sup>, Junghuhn <sup>2)</sup> Teysmann <sup>1)</sup>, und Haak <sup>1)</sup>. Nach dem übereinstimmenden Zeugniß aller dieser Autoren wächst sie auf der mit plattem Stamme versehenen *Cissus scariosa*, nach Teijsmann auch auf *C. serrulata* Roxb. mit rundem Stamm. In Noessa Kambangan kommt sie nach Blume auf Kalk vor, wogegen Junghuhn eifrig protestirt, der sie nur auf Sandstein gefunden haben will. Als dieser letztere Autor <sup>2)</sup> die Insel besuchte (Mai 1847) fand er sie so massenhaft, „dass er kaum einen Schritt thun konnte ohne einige Exemplare zu zertreten“. Haak seinerseits neigt dazu, das für eine Übertreibung des berühmten Reisenden zu halten; obschon er 1883—1884 zehn Monate in Tjilatjap lebte und die Insel des öfteren besuchte, hat er die *Rafflesia* doch nie in solcher Masse und überhaupt nur an 3 oder 4 ganz bestimmten Localitäten gefunden. In der ganzen Zeit sah er nur 2 geöffnete Blumen, die beide ♂ waren. Später, 1887, hat er <sup>2)</sup> noch einen Besuch auf der Insel gemacht und eine frisch aufgeblühte Blume gefunden, die, in Alkohol conservirt, nach Europa gesandt wurde und auf der Weltausstellung zu Paris im Jahr 1889 paradiert hat. Weitere Fundorte von der Südküste Java's sind die folgenden: „zerstreute Kalkfelsen, zum Theil thurmähnlich bis 100' emporragend, liegen dicht bei dem Ort? (in der Nähe von Djocjocarta); an ihren steilen Wänden rankt sich *Cissus scariosa* Bl. hinauf, dessen Wurzeln die Matrix der *R. Patma* sind; ich habe sie in allen möglichen Entwicklungsstufen gesammelt, und finden sie sich noch täglich daselbst (Junghuhn <sup>1)</sup>): „wahrscheinlich kommt diese Pflanze (*Patma*) auch auf Noessa Baron vor und vermuthlich entlang der Kalkhügel, welche fast die ganze Südküste Java's umsäumen“ (Zollinger <sup>3)</sup>): „Ich weiss jedoch, dass sie so gar selten auf Java nicht ist, und dass man



sie namentlich an der Südküste auf Hügeln an der Grenze der Residentien Pasoeroean und Besoeki antrifft. Ich fand sie selbst auf dem Berg Watangan bei Poeger, und man brachte sie mir aus derselben Abtheilung von den Anhöhen Djangawar" (Zollinger<sup>2)</sup>). Derselbe sagt ebendort, der ermordete Assistent-Resident Nagel habe sie irgendwo in den Preanger Regentschappen gesammelt. Da Junghuhn<sup>3)</sup> angiebt, ihr Verbreitungsbezirk gehe von Poeger im äussersten Osten westlich bis Soekapoera in den Preanger Regentschappen, so vermute ich, das letzterer Ort der Fundpunkt Nagel's gewesen sein werde. Durch Privatmittheilung weiss ich, dass eine ziemlich grosse *Rafflesia* noch auf der Insel Bali sich findet; meine Bemühungen mir Exemplare zu verschaffen, sind indessen vergeblich gewesen. Vermuthlich wird es gleichfalls die Javanische *R. Patma* sein.

Während in Java die beiden Arten sich gegenseitig auszuschliessen scheinen, ist diess in Sumatra anders. Hier bewohnen *Raffl. Arnoldi* und *R. Hasselti* das gleiche Gebiet. Die erstere wurde in der Provinz Benkoelen entdeckt; sie wurde später von Mohnike<sup>1)</sup> ebendort, auf der Reise von Palembang nach Benkoelen, zwischen Kapahiang und Rindohatti gesehen. Beccari<sup>2)</sup> hat dann beide Arten in der Provinz Padang bei Ajer Mantjoer, dicht an der Heerstrasse, die von der Hauptstadt ins Innere führt, gefunden. Das von Suringar<sup>1,2)</sup> beschriebene Exemplar der *Rafflesia Hasselti* Sur. wurde zwischen den Flüssen Liki und Lompatan andjing in Kota XII Mittel Sumatra's aufgenommen. Von den beiden Philippinischen Arten ist oben ausführlich gehandelt worden. In dem ganzen östlichen Theil des Archipels von der Strasse von Lombok ab hat man noch keine Spur der Familie entdecken können; sie scheint vom indischen Festland herabgerückt zu sein, allwo wir noch jetzt einen vereinzeltten Repräsentanten derselben in Griffith's<sup>1)</sup> *Sapria Hima-*

---

\*) O. Beccari, Fioritura dell' *Amorphophallus Titanum*. Bollettino della R. Società Toscana di Orticoltura, Anno XIV, 1889. Eben an demselben Ort hat Beccari auch die bisher nur aus Westjava bekannte *Brugmansia Zippelii* Bl. in Menge gefunden. Die Identität dieser Exemplare mit der Javanischen Pflanze habe ich an dem mir gütigst mitgetheilten Material feststellen können.



lajana aus dem oberen Thalweg des Brahmaputra besitzen. Und ich würde sehr erstaunt sein, wenn genauere Durchforschung Malacca's nicht noch weitere Glieder derselben zu Tage fördern sollte.

Zwischen Sumatra und Java einer und den Philippinen andererseits vermittelt die grosse und sehr ungenügend bekannte Insel Borneo. Von dieser ist nur Beccari's *R. Tuan Mudae* bekannt. In pflanzengeographischer Hinsicht erschien es mir nun sehr wichtig, festzustellen, ob diese eine eigene Species darstelle, oder wirklich, wie der Entdecker in seinem späteren, zu Buitenzorg niedergeschriebenen, Aufsatz annimmt, zu *R. Arnoldi* gehöre. Ich nahm desswegen die Gelegenheit wahr, bei einem Aufenthalt in Florenz das Material der *R. Tuan Mudae* in Gemeinschaft mit Beccari zu studiren, und mit den von diesem aus Sumatra gebrachten Exemplaren der echten *R. Arnoldi* zu vergleichen. Dabei überzeugten wir uns alsbald, dass von einer Identität beider Formen nicht die Rede sein kann, dass *R. Tuan Mudae* Becc. vielmehr bestimmt eine weitere, wohlcharacterisirte, vermuthlich auf Borneo beschränkte, Species darstellt. Beccari, der seine Pflanze damals in einer ausführlicheren, von Abbildungen begleiteten, Abhandlung zu beschreiben gedachte, hat später darauf verzichtet; er hat die grosse Liebenswürdigkeit gehabt, mir sein gesammtes Material, sowie seine Zeichnungen und Originalnotizen, behufs Erzielung grösserer Vollständigkeit dieses Aufsatzes, zu freier Benutzung zu überlassen, wofür ich ihm an dieser Stelle den schuldigen Dank ausspreche.

Es sind von Beccari Rafflesien an zwei verschiedenen Stellen in Borneo gefunden worden, einmal nämlich bei Burungan am Gehänge des Gunung Poe, und dann an dem nicht allzu fern davon gelegenen Gunung Gading. Von letzterem Berg stammt vermuthlich eine kleine, zur systematischen Untersuchung nicht brauchbare, Knospe, die ohne detaillirte Fundortsangabe in der Bornenser Sammlung bewahrt wird. Ob sie zu *R. Tuan Mudae* gehört, kann, da dort sicher keine ausgebildeten Exemplare zu Gesicht kamen, nicht ausgemacht werden. Auch an dem ande-

ren Fundort wurden blos zwei Exemplare beobachtet, von denen eines, eine bereits zu ziemlicher Grösse herangewachsene Knospe, in toto in Alkohol conservirt, sich im Florentiner Museum befindet. Das andere war eine, wie es schien, bereits seit längerer Zeit geöffnete ♂ Blüthe, die auf dem Punkt stand, in Fäulniss überzugehen. Die Dajaks von Sodomac und Lunda benannten die Pflanze „boeah pacmà,“ also offenbar mit demselben Namen, den auch die Javanen von Tjilatjap und Noessa Kambangan anwenden. Merkwürdig erscheint, dass sie sie nicht als „Blume“ (Kembang) sondern als „Frucht“ (boeah) bezeichnen.

Von der geöffneten Blume wurde an Ort und Stelle eine Bleistiftskizze entworfen, nach welcher später ein Thonmodell angefertigt werden konnte. Eine Photographie dieser Skizze giebt T. XXVII, Fig. 10. Dazu kamen genaue Aufzeichnungen über Farbe und Beschaffenheit der einzelnen Theile. Wegen ihrer Grösse (56 cent. Durchmesser) konnte nicht die ganze Blüthe in Alkohol conservirt werden; nur ein Sector der Columna sowie je ein Stück des Tubus Perigonii, des Diaphragma und der Perigonzipfel wurden erhalten und nach Italien gesandt. Auf diese Fragmente, die mir jetzt vorliegen, sowie auf die Originalnotizen ist die nachfolgende Beschreibung begründet. Die noch geschlossene Knospe, gleichfalls ♂, stand leider noch im zweiten Stadium der Entwicklung; die Streckung ihrer Columna hatte noch nicht begonnen. Es musste deswegen darauf verzichtet werden, sie für die Details der Speciescharactere zu verwenden; immerhin liess sich aus der Gestalt der beiden Annuli mit aller Bestimmtheit entnehmen, dass sie zu *R. Tuan Mudae* gehört.

Zunächst verwandt ist *R. Tuan Mudae* Becc. ohne Zweifel mit *R. Arnoldi* R. Br. und mit *R. Patma* Bl. Dass wir von ihr nur die ♂ Blüthe kennen ist umsomehr zu bedauern, als die beiden letzt genannten Arten ihre schärfsten Differenzen in der ♀ Geschlechtsform bieten. Immerhin aber sind die Characterere der Art von Borneo auch im ♂ Geschlechte so auffallend, dass bezüglich ihrer Selbstständigkeit bei genauer Vergleichung kein Zweifel aufkommen kann. Im Annulus internus gleicht sie mehr

der R. Patma Bl.; derselbe ist wenig erhoben, fast horizontal gerichtet, gegen die Columnarbasis nur durch eine ganz flache Furche begrenzt; von der Aufrichtung desselben und seinen beiderseits steilen Böschungen, wie sie für R. Arnoldi charakteristisch, findet sich keine Spur. Der Annulus externus im Gegentheil, erinnert mehr an die Verhältnisse dieser letzteren Art, doch ist er noch viel mächtiger entwickelt als bei dieser, und tritt als ein breiter, fleischiger Ring, von überall gleichmässiger Wölbung, hervor. Seine Breite beträgt hier 2.5cm.; bei R. Arnoldi ♀ kaum 1 cm., noch weniger bei R. Patma Bl. Seine Oberfläche ist kahl, nur mit zahlreichen, flachen, in Richtung der Radien verlaufenden Furchen, die hier und da zusammenfliessen, bezeichnet.

Die Columna selbst ist der von R. Arnoldi R. Br. wesentlich ähnlich, mit steil aufgerichtetem, gekerbtem Rand und zahlreichen Processus versehen, deren Spitzen an dem vorliegenden Stückchen abgebrochen sind. Die Unterseite des Columnarrandes ist, wie dort, von unregelmässigen, borstentragenden Höckerchen rauh; die Antheren sind in gleicher Weise in Gruben versenkt, die in derselben Höhe der Columnarböschung enden. Doch sind dieselben hier flacher, und fehlen ihnen die secundären Kiele vollständig, die in Francis Bauer's Zeichnung von R. Arnoldi ♂ in so auffälliger Weise hervortreten. Unterhalb der Antherengruben ist hier wie dort die Columnarböschung, bis zum Annulus internus hinab, ganz kahl und nur etwas flach gerunzelt. Man wolle hierzu die Figg. 4, 5, 9 der Tb. XXVII und die zugehörige Erklärung vergleichen.

Was das Perigon angeht, so sind hier Beccari's an Ort und Stelle aufgenommene Notizen von der grössten Wichtigkeit; ohne sie würde sich der Character der Ramente an den erhaltenen Stücken nicht mehr vollständig eruiren lassen. Denn diese haben auf dem Transport vielfach gelitten; die Warzenvorsprünge sind überall beschädigt und abgebrochen. Die Zusammengehörigkeit der Stücke muss endlich mit grosser Vorsicht untersucht werden, weil die Schnittflächen derselben überall zerstoßen und lädirt sind.

Nach Beccari's hier nicht reproducirter Längsschnittsskizze zu urtheilen, würde man unserer Art einen höheren, viel weniger bauchigen, mehr cylindrischen, Tubus perigonii zuschreiben müssen; es ist indess nicht sicher, ob da nicht vielleicht ein kleiner Fehler in der rasch hingeworfenen Bleistiftzeichnung mit untergelaufen ist. Dieser Punkt muss erneuter Untersuchung frischer oder gut conservirter Materialien vorbehalten bleiben. An der Innenseite ist der Tubus, Beccari's Notizen zufolge, mit rothbraunen, an der Spitze papillösen, Ramenten besetzt. Die wenigen derselben, die an dem mir vorliegenden Abschnitt sich noch erhalten vorfinden, sind denen der *R. Arnoldi* wesentlich ähnlich. Die Innenseite des Diaphragma ist mit grossen, sehr unregelmässigen, flachen, höckerig rauhen Warzen bedeckt; die grössten derselben haben bis 8 mm. Breite, und stehen dem Rande zunächst. Unterwärts nehmen sie an Grösse ab und treten mehr und mehr auf kurzen, dicken Stielen hervor. Wie sie sich beim Übergang zum Tubus verhalten, war nicht mehr zu ermitteln. In der Gestalt und Anordnung der Warzenflecken auf den Perigonlappen scheint *R. Tuan Mudae* zwischen *R. Arnoldi* *R. Br.* und *R. Hasselti* Sur. einigermaassen die Mitte zu halten; die Warzen sind viel grösser und minder dicht aneinandergedrängt als bei ersterer; ein Zusammenfliessen derselben zu mäandrischen Figuren wie bei *R. Hasselti* hat aber nicht statt. Die Warzen scheinen am Scheitel nur wenig höckerig rauh zu sein; von der Knospenlage her hinterlassen sie auf der oberen Fläche des Diaphragma, entsprechende, ziemlich tief und scharf begrenzte Dellen oder Eindrücke.

Es mögen schliesslich als Résumé aller der bisherigen langathmigen Auseinandersetzungen die rectificirten und vervollständigten Diagnosen der verschiedenen behandelten Species Platz finden. Ich hoffe, dass diese, im Verein mit den beigegebenen Abbildungen, Jedermann in Stand setzen werden, eine *Rafflesia* mit grösserer Sicherheit, als es bisher möglich war, zu bestimmen.

1. *Rafflesia Arnoldi R. Br., R. Titan Jack.*

Perigonblätter mit zahlreichen kleinen Warzen besäet. Tubus



mit dichtgestellten, an der Spitze anschwellenden, oft gabeltheiligen Ramenten bedeckt. Unterseite des Diaphragma mehrreihige, flache, breite Warzenhöcker tragend. An der Basis der Columna zwei stark entwickelte Annuli, deren innerer, emporgerichtet, beiderseits mit steiler Böschung abfällt, während der äussere nur gegen innen so scharf absetzt, gegen aussen mehr allmählig verläuft. Dieser äussere Ring radial gefurcht, nur wenig breiter als der innere, körnig rauhe. Der Discus mit steilem, gekerbtem, aussen senkrecht abfallendem Rand und zahlreichen, langen, griffelförmigen Processus. Antheren der ♂ Blüthe mit der Mündung gegen die Columna gerichtet, im oberen Winkel der ungefähr bis zur Hälfte der Columna herablaufenden, tiefen Antherengruben gelegen; diese durch zwei secundäre Kiele in drei Abtheilungen getheilt. Seitenfläche der Columna unterhalb der Antherengruben kahl, körnig rau, eben und höchstens unregelmässig wellig. Narbenring der ♀ Blüthe auswärts deutlich berandet; an seinem Innenrand in kleinen Einbuchtungen die winzigen Antherenrudimente zeigend. Seitenfläche der Columna von zahlreichen, schmalen, parallelen, bis zum Annulus internus herablaufenden, körnig rauhen, haarlosen Wülsten bedeckt, deren mehrere auf jede der breiten, flachen, kaum merklichen Antherengruben kommen, während die zwischenliegenden Stege nur von wenigen, cca 3, etwas weiter vorspringenden, ähnlichen gebildet werden. — Sumatra. — T. XXVII, Fig. 6, 7, 8.

## 2. *Rafflesia Patma Blume, R. Horsfieldi, R. Br.?*

Perigonlappen denen der *R. Arnoldi* ähnlich. Tubus mit ähnlichen, aber viel kürzeren, kaum gestielten, locker gestellten Ramenten besetzt. An der Basis der Columna zwei Annuli vorhanden, deren innerer einen schräg auswärts gerichteten Vorsprung bildet, während der äussere einen ziemlich schwachen beiderseits allmählig abfallenden Ringwulst darstellt. Discus Columnae und Stellung der Antheren ähnlich wie bei *R. Arnoldi*; ebenso die schwach dreitheiligen, halbherablaufenden Antherengruben der ♂ Blüthe, die durch schmale, scharfe Stege getrennt sind.



Oberfläche der Columnarbasis und der Stege kahl wie dort. Stigmatische Ringfläche der ♀ Blüthe minder deutlich berandet; Antherenrudimente stärker hervortretend. Unter jedem Antherenrudiment die Antherengrube als einheitliche, schmale, enge, halberablaufende Furche, mit steilen Rändern und meist mit mittlerer Secundärkielung. Stege zwischen diesen Furchen ungeheuer breit, eben, in den basalen, glatten Theil der Columna verlaufend. — Central- und Ost-Java — Bali? — T. XXVI, Fig. 11—16.

### 3. *Rafflesia Tuan Mudae* Becc.

Perigonlappen mit grossen, entfernt stehenden, rundlichen Warzen; Ramente des Tubus dichtstehend, denen der *R. Arnoldi* ähnlich. Zwei Annuli an der Basis der Columna ♂ entwickelt; der innere horizontal, dem von *R. Patma* ähnlich; der äussere von colossaler Breite, über doppelt so breit als bei *R. Arnoldi*, kissenförmig gewölbt, mit flachen, radialen Furchen. Discus Columnae und Antherenstellung den beiden vorigen Arten ähnlich. Antherengruben weniger stark vertieft als bei diesen, mit kaum merklichen Secundärkielen. ♀ Blüthe leider nicht bekannt. — Borneo. — T. XXVII, Fig. 4, 5, 9, 10.

### 4. *Rafflesia Hasselti* Suringar

Perigonlappen mit grossen, mäandrisch zusammenfliessenden Warzenflecken. Tubus mit langgestielten, an der Spitze Knopfförmig geschwollenen Ramenten bedeckt. Diaphragma an der Innenseite gegen den Rand hin glatt, im unteren Theil mit breiten, grossen Warzenflecken. Nur der innere Annulus entwickelt, gekerbt; an Stelle des äusseren eine ebene, der Ramente entbehrende Ringzone. Discus in der ♂ Blüthe den vorhergehenden Arten ähnlich. Antheren ebenso wie bei diesen inserirt. An Stelle der Antherengruben zahlreiche, schmale, parallele, ähnlich wie bei *R. Arnoldi* ♀ bis zum Annulus herablaufende Wülste, die mit kurzen Haaren bedeckt sind. ♀ Blüthe unbekannt. Sumatra.

### 5. *Rafflesia Schadenbergiana* Göpp.

Warzenflecken der Perigonzipfel mittelgross, höckerig, viel-

fach netzig zusammenfliessend. Tubus perigonii ebenso wie die Innenseite des Diaphragma fast bis zum Rand, genau in gleicher Weise, mit fadenförmigen, an der Spitze etwas kolbig geschwollenen Ramenten besetzt. An der Basis der Columna nur ein schräg auswärts vorspringender Annulus; der äussere durch eine ebene, der Ramente entbehrende, Ringzone vertreten. Discus den früheren Arten ähnlich, ebenso die Stellung der Antheren in der ♂ Blüthe. Scheibenrand über den Antheren dicht kurzhaarig, ebenso die ganze Columna. Antherengruben sehr flach, nicht bis zur Hälfte der Columnarböschung herablaufend, oberwärts vertieft; Stege zwischen ihnen hier schmal, am Rand behaart. In der ♀ Blüthe der Narbenring schwach auswärts berandet; vor den Antherenrudimenten ausgebuchtet. Unter diesen je eine, kaum merkliche, seichte, mit Haaren umgebene Delle, das Rudiment der Antherengrube; Columna sonst eben, überall kurz behaart.

Mindanao. — T. XXVI, Fig. 1—6 u. 17.

#### 6. *Rafflesia Rochussenii* Teijsm. *Binnendijk*.

Perigonlappen mit kleinen himbeerartig körnigen Warzenflecken. Tubus Perigonii ebenso wie die Innenseite des Diaphragma bis zu dessen äusserstem, glatten Rand dicht mit Ramenten besetzt, die, zumal unterwärts, schlank und langgestielt sind und sich in ein niedergedrücktes, scheibenartiges Knöpfchen verbreitern. Discus ohne aufgerichteten Rand und ohne Processus, oder doch nur mit minimalen Rudimenten von beiden, die dann mit einzelnen, langen Borstenhaaren besetzt zu sein pflegen. Nur ein scharfkantiger, schräg auswärts gerichteter Annulus; an Stelle des äusseren eine ebene, der Ramente entbehrende Ringzone. Scheibenrand der ♂ Blüthe fast horizontal, messerartig geschärft; an der unteren Seite, rings um die Antheren, mit einer scharf begrenzten, der Narbenfläche ♀ entsprechenden Ringzone, die einzelnstehende Borstenhaare trägt. Antheren senkrecht herabhängend. Antherengruben breit, bis nahe an den Annulus herabreichend, tief gehöhlt, mit scharf abgesetztem Boden, durch schmale Stege getrennt. Diese ebenso wie der Annulus mit

rundlichen, dunkelgefärbten Höckerchen dicht besetzt. Antherengruben der weiblichen Blüthe als schmale, durch breite Stege getrennte Rinnen, ähnlich wie bei *R. Patma*, herablaufend; Antherenrudimente sehr klein, an deren oberem Ende. Narbenfläche breit, von deutlichem Rand umgeben. (Die Details der ♀ Blüthe nach de Vriese). — West-Java. — T. XXVII, Fig. 1—3.

### 7. *Rafflesia Manilana* Teschem.

*R. Cumingii* R. Br. *R. Philippensis* Blanco. *R. Lagascae* Blanco.

Perigonzipfel mit rundlichen Warzenflecken (so weit das an der Knospe festzustellen) Tubus mit hutpilzförmigen gestielten Ramenten derart besetzt, dass die Schirmflächen der einzelnen einander fast berühren. An der Innenseite des Diaphragma drei Horizontalreihen von platten, flachen Warzen mit kurzem, dickem Stiel, verkürzte und verbreiterte Pilzramente darstellend. Annulus internus mächtig entwickelt, die aufwärts umgebogene Columnarbasis bildend, schräg auswärts gerichtet, geschärft. Annulus externus so gut wie nicht vorhanden, als kahle Ringzone von kaum merklicher Anschwellung entwickelt. Discus ♂ flach, mit erhobenem, aber niedrigem Rand und ganz kurz gestielten, knopfförmig endenden, an der Spitze borstenhaarigen Processus. Steilabfall des Discus einwärts geneigt, Antheren herabhängend, durch scharfe, messerklingenartige, gerundete Laminae, die am Rand mit fleischigen Borsten besetzt sind, von einander getrennt. An das untere Ende dieser rundlichen Blättchen schliessen sich die flachen Kiele an, die die Antherengruben trennen. Diese oberwärts flach, nach unten an Tiefe stets zunehmend, scharf begrenzt, bis nahe an den Annulus herantretend. Kiele zwischen ihnen auswärts dreieckig verbreitert, mit dunklen Höckerchen besetzt. Secundärkiele sowohl in den Gruben, als auf den Stegen vorhanden; letztere bis zum Annulus in divergenter Richtung verlaufend. Weibliche Blüthe mit Sicherheit nicht bekannt. — Philippinen auf den Inseln Leite, Samar; Luzon. — T. XXVI, Fig. 7—10.

---

## AUF DIE RAFFLESIIEN BEZÜGLICHE LITERATUR.

---

- Baillon, 1. Histoire des plantes, vol. 9. Aristolochiaceae, p. 10 seq.
- O. Beccari, 1. Descrizione di tre nuove specie di piante Bornensi. Atti della società Italiana di scienze nat. Vol. XI, Seduta del 28 giugno 1868.  
Raffl. Tnan Mudae, Brugm. Lowii.
- O. Beccari, 2. Illustrazione di nuove specie di piante Bornensi. Nuovo giorn. botan. Ital. Vol. I 1869, p. 20.  
Beschr. v. Brugmausia Lowii.
- O. Beccari, 3. Osservazioni sopra alcune Rafflesiacee. Nuovo giornale botan. Ital. Vol. 7, Pisa, 1875, p. 70 seq. — Kritik der Monogr. in DC. Prodr., Hydнора. Raffl. Arnoldi, Brugm. Lowii.)
- Manoel Blanco, 1. Flora de Filipinas. Segunda impresion, 1845. — Gran edicion dajo la direccion cientifica y literaria de los P. P. Augustinos calzados Fr. Andrés Naves y Fr. Celestino Fernandez Villar, Vol. III, Manila, 1879 p. 229 seq.
- C. L. Blume, 1. Etwas über die Rhizanthaeae, eine neue Pflanzenfamilie und die Gattung Rafflesia insbesondere. (Uebersetzt aus der Batavia'schen Zeitung (Bataviasche Courant?) und mitgetheilt von dem Herrn Verfasser durch Herrn Präsidenten Nees von Esenbeck). Flora, 8 Jahrg, Bd. II, 1825 p. 609 seq. Wichtig, enthält authent. Fundbericht der R. Patma auf Noessa Kambangan.
- C. L. Blume, 2. Over een nieuw plantengeslacht de Brugmansia uit de natuurlijke familie der Rhizanthaeae. Bijdragen tot de natuurkundige Wetenschappen, verzameld door van Hall, Vrolik en Mulder, Vol. II 1827, p. 419.  
Brugmansia.
- C. L. Blume, 3. Flora Javae necnon inss. adjacent. Heft 1, Rhizanthaeae, Bruxelles 1828.
- R. Brown, 1. An account of a new genus of plants named Rafflesia. Transact. Linn. Soc. Vol. XIII 1822, p. 201 seq.  
Uebersetzung von Nees, in Nees v. Esenbeck, Robert Brown's Vermischte botanische Schriften, Bd. II, 1826 p. 607 seq. — desgl. Isis, 1823, Bd. II, p. 1365 seq.
- R. Brown, 2. Note sur la fleur femelle et le fruit du Rafflesia avec des observations sur ses affinités et la structure de l'Hydnora. Ann. des sc. nat. Bot. Ser. 2, Vol. 2, 1834, p. 369.
- R. Brown, 3. Description of the female flower and fruit of Rafflesia Arnoldi with remarks on its affinities and an illustration of the structure of Hydnora africana. Transactions of the Linn. Society, Vol. 19 1845, p. 221 seq.  
Uebersetzung davon Flora, N. Reihe, Jahrg 7, 1848 p. 529.
- L. Celakovsky, 1. Vergrünungsgeschichte der Eichen von Trifolium repens. Bot. Ztg. 1877 p. 175 seq.
- W. Fawcett, 1. On new species of Balanophora and Thonningia with a note on Brugmansia Lowii Beccari, Transact. Linn. Soc. Ser. 2, Bot. Vol. II p. 233 seq., 1886;  
Abbildung u. kurze Beschreibung einer als Br. Lowii bestimmten Pflanze v. Sumatra.
- W. Griffith, 1. On the Root-Parasites referred by Authors to Rhizanthaeae; and on various plants related to them. Transactions Linnean Society, Vol. 19. 1845, p. 303 seq. (Sapria).



- J. Haak, 1. Iets over het eiland Noesa Kambangan en de *Rafflesia Patma* Bl. Weekblad voor Pharmacie, Jaarg. 3.
- J. Haak, 2. Observations sur les *Rafflesias*. *Rafflesia Patma* Bl. v. Dorp & Co. Samarang, Scheltema & Holkema Amsterdam. 1889.
- G. Hieronymus, 1. Ueber *Rafflesia Schadenbergiana* Göpp. Breslau 1885 Tafel schwarz.
- 1b. Kurze Notiz über denselben Gegenstand vom Autor mit col. Tafel in Gartenflora, 33 Jahrg. 1885. p. 3 seq.
- W. Jack, 1. Description of Malayan plants, N° III, Malayan Miscellany, Appendix. Bencoolen 1822?
- Das einzige mir bekannte Exemplar dieses überaus seltenen Appendix, der wahrscheinlich zum 2ten Band gehört, befindet sich in der Bibliothek der Linn. Society zu London.
- Wieder abgedruckt in Companion to the botanical magazine by W. J. Hooker, Vol. I 1835 p. 259 seq.
- F. Junghuhn, 1. Brief von Junghuhn an Nees v. Esenbeck de dato Djocjocarta 10 Juli 1836. Flora 1836, Vol. II p. 747. Behandelt den Fundort der *R. Patma* bei Djocjocarta.
- F. Junghuhn, 2. Java Bd. III 1853, p. 358.
- Der betreffende Passus bei de Vriese, Mém. sur les *R. Roch. et Patma*, reproduct.
- P. W. Korthals, 1. Verhandeling over de op Java, Sumatra en Borneo verzamelde Loranthaceae. Verhandelingen der Batavischen Genootschap v. Kunst en Wetensch. V. 17, p. 197, 1839.
- Excerpt der Stelle in de Vriese, Mém. S. R. Roch. et *Patma*.
- F. A. G. Miquel, 1. *Analecta bot. Indica*, pars III, p. 23.
- Abgedruckt aus Verh. der Eerste Klasse van het Kon. Nederl. Instituut, 3e Reeks, 5e deel, 1852.
- Enthält Referat der Teijsmann Binnendijk'schen Arbeiten von 1850 und 1851 aber mit zwei Tafeln, die sich auf *R. Rochussenii* beziehen.
- F. A. G. Miquel, 2. *Excerpta observationum de Raffl. Rochussenii femina editarum, cum annotatione epicritica*. Linnaea, Band 26, Halle 1853 p. 224.
- Darstellung aus den beiden Publ. Teijsmann und Binnendijk's entnommen, in der ann. epicrit. wird die Antherennatur der verkümmerten Antheren fl. fem. gegen de Vriese (conf. Mém.) vertheidigt.
- F. A. G. Miquel, 3. *Flora Indiae Batavae* Vol. I Abth. II. 1859.
- Nichts Wesentliches, die Bilder der beiden Tafeln aus den *Analecta* genommen.
- F. A. G. Miquel, 4. *Choix de plantes rares ou nouvelles cultivées et dessinées dans le jardin botanique de Buitenzorg*. La Haye 1864, (T. I *Rafflesia Arnoldi* R. Br. fem.)
- O. Mohnike, 1. Blicke auf das Pflanzen und Thierleben in den Niederländischen Malaienländern. 1883. pag. 178 seq.
- (Notizen über Farben und Fundort von *R. Arnoldi* und *R. Patma*.)
- Raffles, 1. *Memoir of the life and public service of Sir Thomas Stamford Raffles*. F. R. S. by his widow. London, 1830. p. 316 seq. Geschichte der Auffindung der *R. Arnoldi* in anderer Version als bei R. Br. mitgetheilt.
- Solms Laubach, 1. Ueber den Bau der Samen in den Fam. der *Rafflesiaceae* und *Hydnoraceae*. Bot. Ztg. Jahrgang 31, 1874 p. 337.
- Solms Laubach, 2. Ueber den Thallus von *Pilostyles Haussknechtii*, Bot. Ztg. Jahrg. 32, 1874 p. 49 seq.



Solms Laubach, 3. Das Haustorium der Loranthaceae und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoreen. Abhandlungen der Naturf. Gesellsch. zu Halle a/S Vol. 13, 1875.

Solms Laubach, 4. Die Entwicklung der Blüthen bei Brugmansia Zippelii Bl. und Aristolochia Clematitis L. Bot. Ztg. Jahrg. 1876 p. 449 seq.

Solms Laubach, 5. Rafflesiaceae in Engler u. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1889.

Solms Laubach 6. Rafflesiaceae in Martius Flora Brasiliensis.

Suringar, 1. Rafflesia Hasselti. Acta societatis Regiae scientiarum Neerlandicae, 25 Oct. 1879.

Suringar, 2. Sur les espèces du genre Rafflesia. Association Française pour l'avancement des sciences. Congrès d'Alger, 1881 Séance du 16 Avril.

Wichtig, enthält die Gegenkritik gegen Beccari's Anzweiflung der de Vriese'schen R. Patma.

Suringar, 3. Rafflesiaceae in Midden Sumatra. Reizen en onderzoekingen der Sumatra Expeditie uitergest door het Aardrijksk. Genootschap 1877—1879 beschreven door de leden der expeditie onder toezicht van Prof. P. J. Veth, IV Afdeeling, Nat. Hist. Dertiende Afdeeling Botanica p. 25—32 Tb. III en IV.

Teijsmann, 1. Nadere Bijdrage tot de kennis van de voorstelling van R. Arnoldi R. Br. in 's Lands plantentuin te Buitenzorg. Natuurk. Tijdschrift voor Nederl. Ind. 1856. Dasselbe in Tuinbouw Flora van Nederland Vol. III 1856; desgl. übersetzt, in Siebold und de Vriese, Flore des Jardins des Pays-Bas, Vol. I, 1858, p. 27 seq.. Kurze Notiz darüber v. Hasskarl Bonplandia 1856.

Teijsmann und Binnendijk, 1. Over eene nieuwe soort van Rafflesia (R. Rochussenii). Natuurk. Tijdschrift voor Nederlandsch Indië, Jahrg I, 1850 p. 425 seq.

Relationen darüber von de Vriese. Vorl. Bericht über eine neue Art v. Rafflesia (R. Rochussenii Teijsm. u. Binnendijk) auf Java entdeckt von Teijsmann und Binnendijk, Flora 1851. Voorloopig bericht over eene nieuwe soort van Rafflesia etc. Alg. Konst en Lett., 1851; de Vriese, letter to R. Br. on a new sp. of Raffl. in the island of Java. Hookers Journal of Botany and Kew Garden miscellany, Vol. III, London 1851 pag. 217.

Teijsmann und Binnendijk, 2. Bijdrage tot de kennis der vrouwelijke bloem van Raffl. Rochussenii. Natuurkundig Tijdschrift voor Ned. Indie, Jahrg II, 1851.

J. E. Tescumacher, 1. On a new species of Rafflesia from Manilla, Boston Journal of Nat. Hist. Vol. IV, 1843—44 p. 63. Ann. Mag. Nat. Hist., IX 1842. p. 381.

Referat darüber in Frorieps Neue Notizen, Bd. XXIV, 1842; Flora Neue Reihe Jahrg. I Bd. I, 1843 p. 231.

W. H. de Vriese, 1. Mémoire sur les Raffl. Rochussenii et Patma. Leide. 1853.

W. H. de Vriese, 2. Illustration des Rafflesias Rochussenii et Patma d'après les recherches faites aux îles de Java et de Noessa Kambangan par MM. Teijsmann et Binnendijk et au jardin de l'Université de Leide, Arntz. Cic. Leide et Dusseldorf 1854, c. 6 tabulis.

Zwei von den Tafeln sind schwarz; sie tragen die Nummern IV und VI. Es sind genau dieselben, die ohne Nummern dem Mémoire vom Jahr 1853 beigegeben sind.

Dazu kommen aber hier vier andere farbige Tafeln, I, II, III, V. Der Text ist wesentlich der des Mémoire, nur unter Hinzufügung von Familien- und Genusdiagnosen und der Erklärung der neu hinzugekommenen Tafeln.

Von diesen I: eine Landschaft vom Salak. Im Vordergrund eine offene und eine noch im Knospenzustand befindliche Rafflesia Rochussenii. Es heisst in der Erkl.

»Les Raffl. sont dessinées d'après nature aux lieux mêmes par van Aken; le reste du tableau est en partie un croquis du même artiste; le reste du tableau est en partie un cr. quis du même artiste, le tableau tel qu'il est achevé par le talent de M. le Contre Amiral VerHuell est fait d'après les notes de M. Teijsmann et Binnendijk etc.

Taf. II: Zwei offene Blüthen der *R. Rochussenii* hier mit dem Stern auf der Scheibe, gezeichnet von van Aken.

Taf. III: Analysen floris masculi, alle von van Aken in Java gezeichnet.

Taf. V: Offene Blume der *Rafflesia Patma*, nach einer Originalzeichnung van Aken's, die im Rijksherbarium verwahrt wird. Eine zweite ganz ähnliche, die dort liegt, ist niemals publicirt worden.

M. H. A. Weddell, 1. Considérations sur l'organe reproducteur femelle des Balanophorées et des Rafflésiacées. Ann. des Sc. Nat. Bot. Ser. III, Vol. 14 1850 p. 166 seq.

Euthält bezügl. der Rafflesiaceen wesentlich werthlose Speculationen.

Zollinger, 1. Some contributions to the nat. hist. of the *Rafflesia Patma*.

Journal of the Indian Archipelago and Eastern Asia Singapore 1847.

Zollinger, 2. Kl. Mittheilung über Raffl. Patma Flora N. Reihe Vol. VII, 1848 p. 349.

Wichtig für die Fundorte und superstitiones javenses. Der Inhalt auch in Zollinger 1. Zollinger, 3. Excerpt aus einer Notiz in Natuur- en Geneeskundig Archief voor Neerlandisch Indië. Jahrg II pag. 553—554. Flora 1848 N. R. Vol. 7 pag. 596.

Abhandlungen ohne Autoren.

*Rafflesia Arnoldi*, 1. Gardeners Chronicle new Series Vol. I 1874 p. 91.

Abb. d. Blüthe nach einer aus Buitenzorg erhaltenen Photographie, von der auch das botanische Institut zu Strassburg einen Abdruck besitzt.

2. Notiz der Haarlemsche Courant de dato 7 April 1857 über eine *Rafflesia Arnoldi* die am 9ten Februar 1857 im Garten in Buitenzorg aufblühte. Erste Blüthe! Botan. Zeitung. Jahrg. 15, 1857 p. 328.

## ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

### Tab. XXVI.

(Sämmtliche Figuren von Herrn Scharffenberger zu Strassburg nach der Natur gezeichnet).

Fig. 1—6. *Rafflesia Schadenbergiana* Göpp, Fig. 1. Längsschnitt der erwachsenen ♂ Blüthenknospe. 2. Innenseite des Diaphragmas (a) und der Perigonlappen (b). Figg. 3 und 3a die zusammengehörigen in der Bruchfläche (d) aufgebrochenen Stücke eines Sectors der ♀ Blüthenknospe, Fig. 3a von obengesehen, die untere Hälfte der Antherengruben, die Böschung der Columna und den Annulus A, Fig. 3 den Scheibenrand mit den Antheren von der unteren Seite zeigend. Fig. 4. Seitenböschung der Columna einer ♀ Knospe mit den rudimentären Antherengruben und dem Annulus A. Die Scheibe ist gerade unter den Antheren fortgeschnitten. Fig. 5. Senkrechter Durchschnitt einer ♂ Knospe. Bei A der Annulus. Fig. 6. Das in Fig. 4 abgeschnittene Stück des Scheibenrandes der ♀ Knospe von unten, die breit berandete Narbenfläche, und die an deren unteren (äusseren) Grenze gelegenen Antherenrudimente zeigend.

Fig. 7—10. *Rafflesia Manilana* Tesc hem., Figg. 7 und 10 zusammengehörige Stücke einer ♂ Knospe, Fig. 10 den Basaltheil, Fig. 7 den abgeschnittenen Scheibenrand von der Unterseite darstellend. Fig. 8 Längsschnitt der

Columna nebst Scheibe und Annulus der ♂ Blüthe. Fig. 9 Längsschnitt der ganzen ♂ Knospe, die Ramenta des Tubus Perigonii und der Innenseite des Diaphragma, sowie die kurzen Processus zeigend.

Fig. 11—16. *Rafflesia Patma* Blume. Fig. 12 Längsschnitt der männlichen Columna, Figg. 15 und 11 die beiden zusammengehörigen Bruchstücke eines Sectors derselben, Fig. 15 der Basaltheil von oben, mit den unteren Endigungen der Antherengruben und dem doppelten Annulus, Fig. 11 der Scheibenrand von der die Antheren tragenden Unterseite; Fig. 16 Längsschnitt der ♀ Columna, Figg. 13 u. 14 die Details der Sculptur eines ihrer Sektoren in derselben Anordnung wie in 15 und 11. Auf der Unterseite des Scheibenrandes erkennt man in Fig. 13 die breite, berandete Narbenfläche, an deren unterer (äusserer) Grenze die winzigen Antherenrudimente gelegen sind.

#### Taf. XXVII.

Die Figur 10 ist nach einer zu Sarawak (Borneo) von Beccari aufgenommenen Skizze hergestellt, alle übrigen nach Originalzeichnungen des Herrn Scharffenberger zu Strassburg.

Fig. 1—3 *Rafflesia Rochusseuii*, Teijsm. Binnendijk. Fig. 1 Längsschnitt einer der Eröffnung nahen, von Göbel aus Java gebrachten Knospe. Fig. 2 Ein Stück von deren Columna. Rechts ist ein Stück des Scheibenrandes in seiner normalen Lage gezeichnet um die glatte Oberfläche zu zeigen, links ist dieser weggebrochen, das weggebrochene Stück mit den, die Antheren bergenden, oberen Enden der Antherengruben stellt Fig. 3 dar.

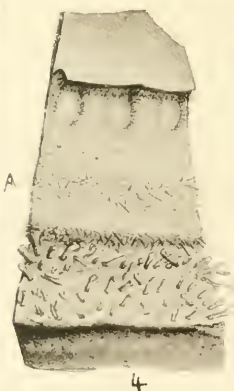
Fig. 4, 5, 9 und 10. *Rafflesia Tuan Mudae*, Beccari ♂. Nach den Fragmenten des einzigen Originalexemplars gezeichnet. Fig. 9. der Längsschnitt der Columna mit den beiden Annuli, deren äusserer von colossaler Breite. Die abgebrochenen Processus sind mittelst schwacher Linien ungefähr ergänzt. Fig. 4 u. 5 Sector dieser Columna so auseinander gebrochen, dass die untere Seite des Scheibenrandes mit den Antheren in Fig. 4, die Endigungen der Antherengruben und die Annuli in Fig. 5 zu Gesicht kommen. Fig. 10 die Skizze der ganzen Blüthe.

Fig. 6, 7, 8. *Rafflesia Arnoldi* R. Br. ♀. Analyse eines von Beccari zu Kajoe Tanam bei Padang (Sumatra) gesammelten Exemplars. Fig. 8. Die genaue Profilinie des Längsschnittes der Columna mit den beiden Annulis. Fig. 6 u. 7 ein Sector der Columna so durchgebrochen dass Fig. 7 den Scheibenrand von unten, Fig. 6 die Columnarböschung und die Annuli zeigt.

#### Taf. XXVIII. *Rafflesia Arnoldi* R. Br. ♂

Fig. 1. Photographie der im British Museum verwahrten, ursprünglichen, aus dem Zusammenwirken von Raffles, Arnold und Horsfield entstandenen, Farbenskizze, die R. Brown und Francis Bauer vorlag und nach der der letztere seine bekannte Farbentafel hergestellt hat. Die Photographie verhält sich zum Original ungefähr wie 1 zu 5. Fig. 2. Photographie der von Weddell gezeichneten und ausgeführten schwarzen Tafel des British Museum. Grössenverhältniss zum Original ungefähr wie 1 zu 6.



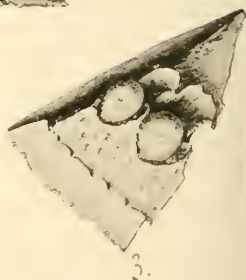
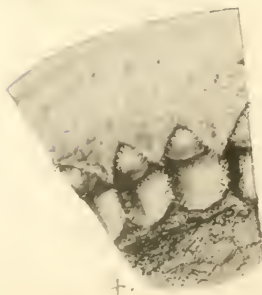
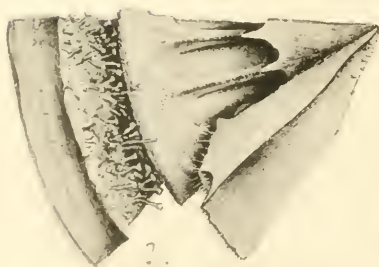
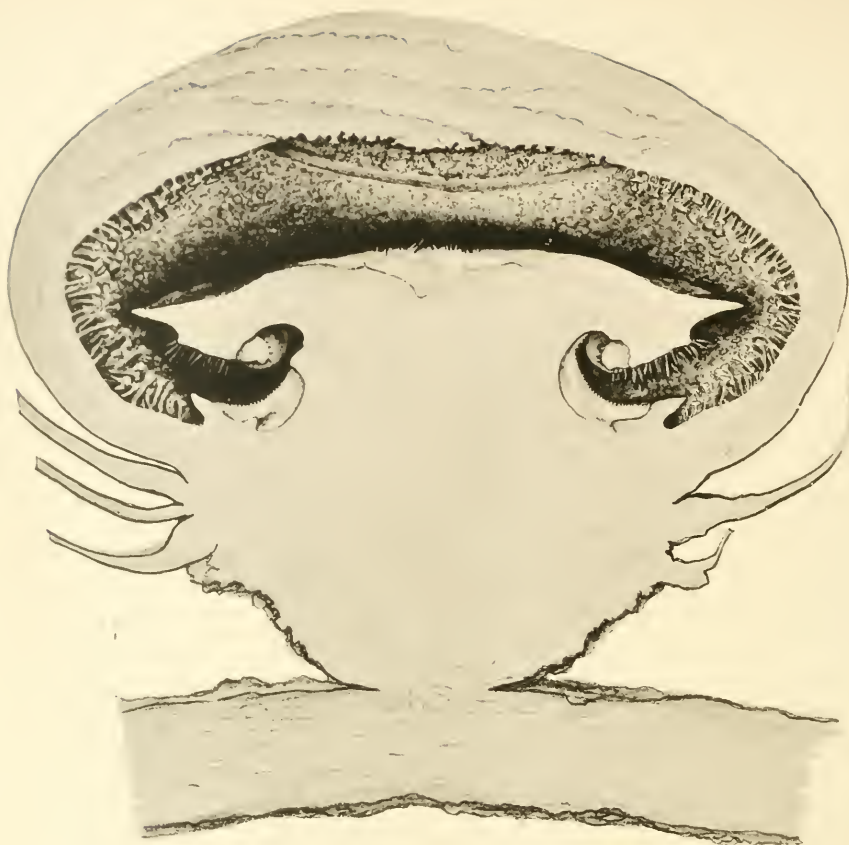


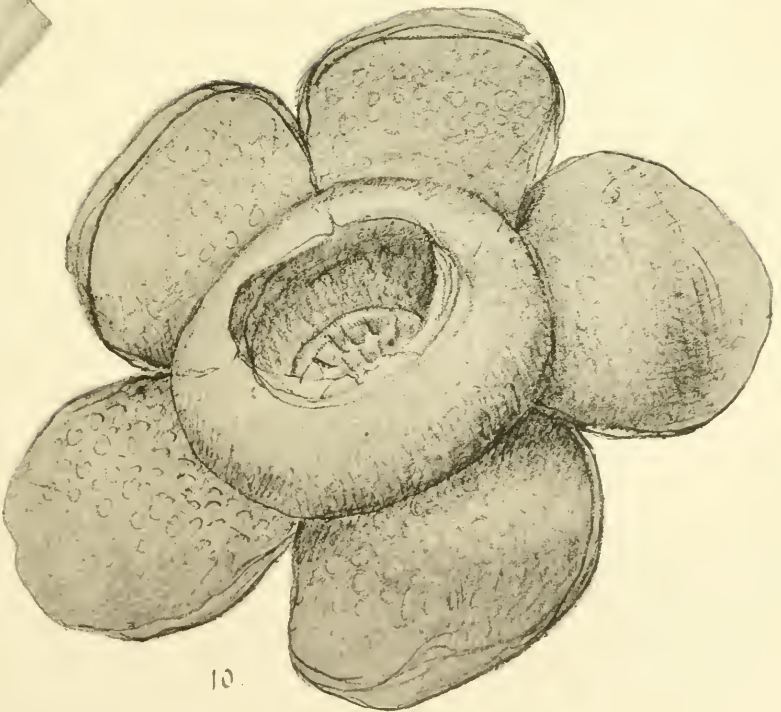
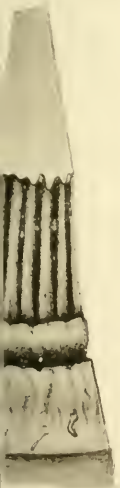
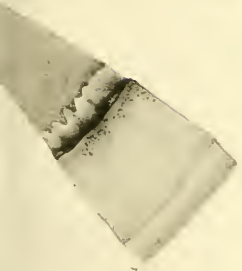












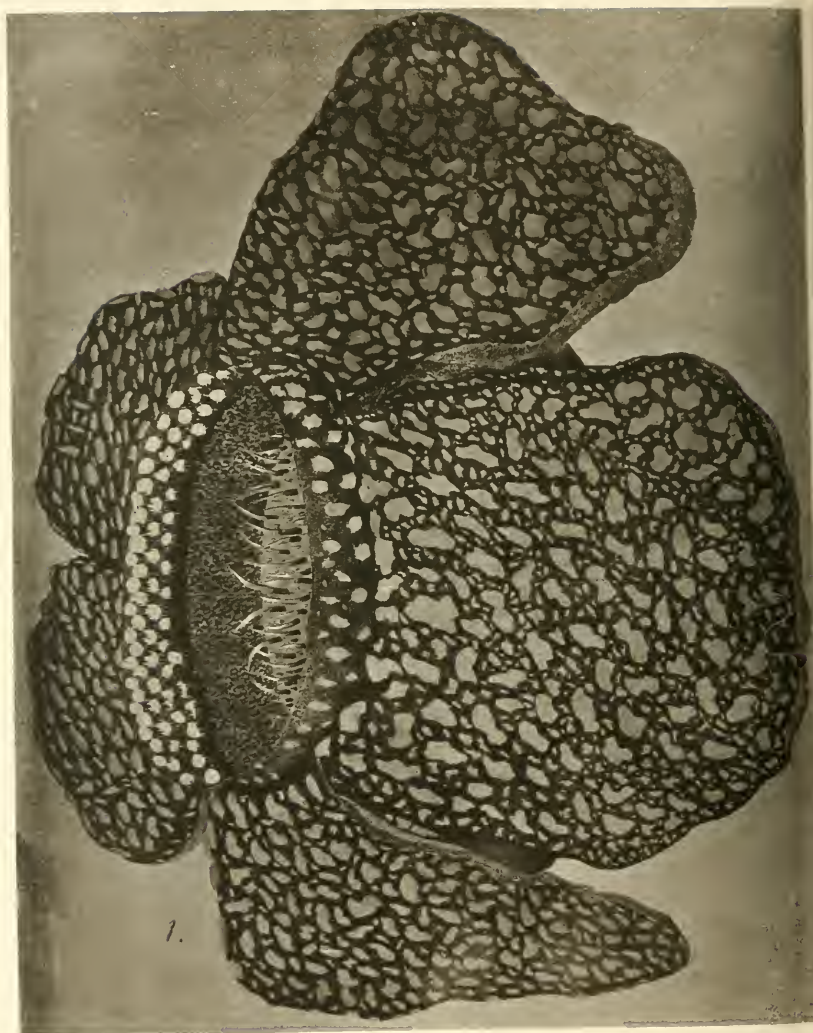
6

10











J. Kraemer phot.





# APERÇU DU PREMIER RAPPORT DU LABORATOIRE CHIMICO-PHARMACOLOGIQUE DU JARDIN BOTANIQUE DE L'ÉTAT DE BUITENZORG

PAR

M. GRESHOFF.

---

Par arrêté du Gouvernement a été ajouté en 1888 au jardin botanique de l'état à Buitenzorg un laboratoire pharmacologique. La belle tâche m'a été confiée d'occuper tout mon temps, dans ce laboratoire bien aménagé, à l'étude phytochimique de nos végétaux tropicaux. En effet l'arrêté du Gouvernement portait que le but du nouveau laboratoire serait d'y *instituer des recherches chimico-pharmacologiques sur les matières végétales des Indes Néerlandaises plus particulièrement quant à leur importance au point de vue médical.*

Le premier des rapports périodiques sur ces recherches vient d'être publié *in extenso* comme 7<sup>e</sup> numéro des „Mededeelingen uit 'slands Plantentuin.” Le présent article en contient un aperçu succinct.

Dans l'introduction l'auteur expose les principes d'après lesquels les recherches ont été faites.

Nos connaissances phytochimiques de la flore tropicale sont

encore tellement incomplètes que de longues investigations détaillées sur un nombre très restreint de plantes seraient, à l'heure qu'il est, peu profitables à la science. Une étude systématique, simple quant au plan, mais faite avec tous les soins possibles, voilà ce qui m'a paru urgent.

L'auteur a suivi dans ces recherches l'analogie des végétaux en sorte que ceux-ci ont été étudiés par groupes et dans leurs rapports naturels, toujours quand cet examen était matériellement possible. Cette méthode offre le grand avantage que les résultats obtenus ailleurs peuvent profiter à l'étude des végétaux des Indes; l'analogie et la divergence dans la composition se voient mieux; en outre il est possible de recueillir par l'examen phytochimique des données au sujet de l'analogie des végétaux et les recherches se fondent sur une base scientifique qui est bien à elles. A mesure que les recherches systématiques avanceront, l'étude spéciale et plus détaillée des principales matières végétales viendra à son tour.

Une étude des remèdes indigènes sur un système pharmacodynamique serait aussi impraticable qu'insoutenable au point de vue scientifique. Pour le prouver l'auteur donne un aperçu succinct de l'état de la pharmacie indienne au Java qui s'est bifurquée en deux directions. La première, celle de la médecine populaire proprement dite, applique surtout les plantes sauvages préparées d'une façon simple. Cette application a beau être naïve, elle ne laisse pas d'avoir souvent pour base quelque observation dans la nature, voilà pourquoi l'étude de ces médicaments est du dernier intérêt pour l'examen chimique. On le verra au reste clairement dans plus d'un passage de ce rapport. La deuxième direction, de même suivie par la population Indo-Européenne, est loin d'être aussi simple, elle suit anxieusement les recettes très compliquées avec nombre de substances venues de l'étranger.

On étudie les deux directions dans le laboratoire. On recueille toutes les données sur la médecine indigène ou populaire ou sur les propriétés toxicologiques des plantes du Java; le laboratoire contient déjà une collection très précieuse, quoique petite,

de manuscrits sur ces sujets. Il est clair qu'il faut avant tout étudier les végétaux médicinaux au point de vue chimique; aussi l'auteur expose dans son introduction comment il espère y arriver par un simple examen systématique.

Le rapport proprement dit des recherches faites depuis le mois de Septembre 1888, est divisé en six chapitres. Ce qui a été fait n'est qu'une toute petite partie de la tâche imposée au phytochimiste à Buitenzorg. Pour chaque plante examinée le rapport mentionne brièvement les données botaniques et, s'il y en a, les chimiques déjà connues avec l'application médicale. La partie non expérimentale est imprimée en petit caractère, elle renseigne suffisamment le lecteur et ne manque pas d'intérêt. Au reste nombre de recherches n'étaient pas assez avancées pour être livrées au public. Les résultats publiés mêmes présentent encore un caractère plus ou moins provisoire, ce qui, vu les grandes difficultés d'un examen phytochimique détaillé, ne saurait étonner et ne saurait être évité dans une publication périodique comme le rapport. Non pas que l'auteur veuille se réserver à lui seul le droit de recherches postérieures, au contraire il facilitera autant qu'il le pourra toutes les recherches que ses confrères en Europe voudraient faire pour continuer et achever ce qu'il a commencé. Le directeur du Jardin botanique vise toujours à faire servir les ressources abondantes de l'institution au développement des études phytotechniques.

Chapitre I porte: *Carpaïne, l'alcaloïde des feuilles de papaya (Carica Papaya L).*

En étudiant les remèdes indigènes, l'auteur fut frappé de ce fait que l'usage des feuilles de Papaya dans la médecine populaire ne s'explique pas toujours par la présence d'un ferment dissolvant d'albumine. Un examen renouvelé prouva en effet que la substance la plus typique des feuilles de Papaya, un alcaloïde particulier, avait échappé aux observateurs. Ceci s'explique en partie par ce qu'on a d'ordinaire analysé le suc lacté et que ce suc ne contient que quelques faibles traces de l'alcaloïde. L'auteur propose de désigner cette nouvelle base végétale sous le nom de *Carpaïne*, contracté de *Carica* et *Papaya*. Les

noms *Caricine* et *Papaine* ont déjà été attribués à d'autres substances du Papaya, le premier par Peckolt, le second par Würtz.

Voici ce que le rapport donne sur les propriétés de la Carpaïne: c'est une belle matière cristallisée très sensible aux réactifs des alcaloïdes, qui fond à 115°, forme de bons acides etc. Les jeunes feuilles contiennent jusqu'à 0.25% de Carpaïne. Elle est très amère, n'est poison qu'en grandes doses et influe alors sur le coeur. Cette matière mérite sans doute l'attention des pharmacologues. La préparation étant facile et la matière primitive ne faisant jamais défaut, il n'y aura aucun inconvénient à l'appliquer dans la médecine.

Chapitre II, faisant partie de l'analyse systématique des familles de plantes indiennes, porte: *Première étude chimicopharmacologique sur les légumineux des Indes néerlandaises*. L'auteur a traité une dizaine de familles, le résultat des recherches en abrégé suit dans les lignes suivantes, pour les détails techniques on doit consulter le rapport.

1. *Derris elliptica* Benth. = *Pongamia volubilis*.

La racine de cette plante tue les poissons. Le poison („toeba'') est d'une violence extraordinaire et semble aussi entrer dans le poison des flèches empoisonnées du Bornéo. Il y a des poissons (e. a. *Haphochilus javanicus* ayant servi à l'expérience) pour qui une solution d'écorce de racine de 1 sur 300,000 est déjà mortelle. L'auteur tira de cette plante un corps exempt d'azote non glucosique, résineux, difficile à dissoudre dans l'eau, mais facile dans d'autres dissolvants (alcool, éther, etc.) Cette matière désignée sous le nom *Derrid*, est la substance active de la racine du Derris qui en contient 2%, et a la propriété spécifique de tuer les poissons. Des poissons robustes s'évanouissent après avoir séjourné peu de temps dans l'eau contenant un cinq millionième de *Derrid*. La racine du Derris contient avec le Derrid une substance cristalline qui fond à 190°, puis l'acide-Derris, l'acide tannigique-Derris et le rouge-Derris. La dernière matière tient obstinément au Derris, de sorte que l'épuration se fait par un procédé très compliqué. Une matière analogue au Derrid se rencontre dans une espèce d'*Ormocarpum*, et dans

## 2. *Pachyrhizus angulatus* Rich.

Les graines de cette plante („bidji bankoeang”) passent pour vénéneuses au Java (et au Brésil).

Elles contiennent une matière ressemblant au Derrid pour ses propriétés physiologiques et chimiques (e. a. le point de fusion, 62° C.) Une analyse quantitative seule pourra élucider la question, si Derrid et Pachyrhizid sont analogues ou indentiques.

Très curieux le fait qu'un poison tuant les poissons et qu'on trouve dans l'Afrique occidentale, mais qui n'a pas été définitivement déterminé — le Prof. Dragendorff le croit tiré de la *Papilionocea Tephrosia* — paraît contenir une substance analogue.

## 3. *Sophora tomentosa* L.

Dans le temps de Rumphius cette plante („Anticholerica”) était un fameux remède indien; l'auteur isola des graines un alcaloïde vénéneux dont il communique la préparation et les propriétés.

On avait tiré des alcaloïdes de quelques autres espèces de cette famille, de *S. speciosa* et *S. angustifolia*, de la première par Wood et de la seconde par Petit.

On cultive *S. tomentosa* dans le jardin de cultures du Jardin botanique afin d'obtenir des matériaux pour un examen chimique et toxicologique détaillé.

## 4. *Erythrina (Stenotropis) Broteroi* Hsskl.

L'écorce de cette plante contient une grande quantité d'alcaloïde. L'auteur tira aussi un alcaloïde de *E. (Hypaphorus) subumbrans* Hsskl. Comme il y a plusieurs plantes du genre *Erythrina* qui trouvent leur application dans la médecine, il importe d'y constater la présence d'alcaloïde. Une base préparée de *E. corallodendron* L a été décrite dans le temps, il est vrai comme „Erythrine,” mais les données sur cette matière étaient très peu sûres et avaient été contredites par d'autres.

## 5. *Cassia glauca* Lam.

Les graines contiennent un glucoside qui produit de l'acide chysophanique. La même substance avait déjà été découverte dans les feuilles de *C. alata* L.



6. *Crotalaria retusa* Linn.

L'auteur trouva de l'indicane dans les feuilles. Les graines contiennent une faible quantité d'alcaloïde. Une autre espèce du même genre, *C. striata* en contient des quantités plus fortes. Cet alcaloïde est un toxique.

7. *Millettia atropurpurea* Benth.

L'auteur décrit les substances chimiques des graines. Elles renferment un glucoside toxique ressemblant beaucoup à la Saponine.

8. *Acacia tenevrima* Jungh.

L'écorce contient un alcaloïde toxique, très amer au goût. Cet alcaloïde est le premier qui ait été tiré du genre *Acacia*.

Des recherches pour constater un alcaloïde dans quelques autres espèces n'ont pas abouti.

9. *Albizzia Saponaria* Bl.

Les feuilles de cette plante contiennent de l'acide Cathartique. La substance toxique des graines parut être de la Saponine.

10. Le dernier genre traité par l'auteur dans ce rapport, est *Pithecolobium* Endl. Il a analysé une huitaine d'espèces du Jardin de Buitenzorg.

*P. bigeminum* Mart. (cette plante passe à tort pour la plante dont proviennent les cosses Djenkol) contient dans l'écorce 0.8% d'alcaloïde, quant au procédé pour l'isoler, nous renvoyons au rapport, de même pour ses propriétés. Nous voulons noter que cet alcaloïde est un violent poison pour le cœur avec des caractères toxicologiques typiques. Une solution de 1 sur 1250 écume encore abondamment. La matière semble identique avec l'alcaloïde découvert en 1886 à Buitenzorg par le Dr. J. F. Eykman, tiré de *Pithecolobium Saman* Benth. Arbre qui passait alors pour le *Sophora* (de Trinidad) <sup>1)</sup>.

Six autres espèces de ce genre analysées comme les précédentes ne contiennent pas d'alcaloïde ou tout au plus des traces.

Chapitre III porte: *Aperçu des Apocynées des Indes Néerlandaises contenant des alcaloïdes.*

1) Voir „Notices Phytochimiques” par J. F. Eykman dans ces Annales, Tome 7, p. 224—234.

Cette famille prête particulièrement à constater les rapports qui se présentent dans de nombreux cas entre les substances chimiques et l'analogie botanique. Dans la plupart des cas la division botanique est conforme aux limites phytochimiques fortement prononcées. L'auteur traite dans son rapport les plantes à alcaloïde pour prendre plus tard celles qui contiennent le glycoside et des alcalis végétaux (substance amère). Il communique des données phytochimiques plus ou moins détaillées sur 22 plantes indiennes qui se laissent ramener à 13 genres d'après Bentham et Hooker.

1. *Molodinus* Forst.

L'écorce de *M. laevagatus* Forst contient 0.6% d'alcaloïde donnant de belles couleurs sous l'influence des réactifs. Les feuilles et surtout les graines donnent la même substance, les premières 0.5%, et les autres 0.8%.

Les plantes de ce genre passent dans les pays tropicaux pour des toxiques violents. Le même genre compte encore la plante décrite par Roxburgh comme *Nerium piscidium* qui sert comme toxique au Bengale.

2. *Leuconotis* Jacq.

*L. eugenifolia* Dec. renferme de même dans l'écorce un alcaloïde toxique (0.4%), influant sur le coeur.

3. *Rauwolfia* L.

La première plante examinée de ce genre est *R. canescens* W. Elle jouit d'une grande réputation comme plante médicinale dans sa patrie (Brésil), mais n'a jamais été examinée au point de vue chimique. Nous voulons constater ici que cette plante de même que les autres espèces examinées du Java *R* (= *Cytosiphonia*) *spectabilis* Miq. et *R*. (= *Ophionylon*) *serpentina* Benth. contiennent toutes de fortes quantités d'alcaloïde produisant de belles couleurs sous l'influence des réactifs. La dernière connue au Java sous le nom de *poeleh pandak* est peut-être le plus fameux de tous les remèdes indiens décrit déjà par Garcias comme „primum et laudatissimum remedium.”

Les données chimiques recueillies jusqu'ici sur ce remède se contredisaient tout à fait. L'auteur a réussi à expliquer ces

contradictions: on vend au Java un faux „poeleh pandak” qui paraît provenir de *Plumbago rosea* L. donc d'une tout autre plante. La substance exempte d'azote décrite il y a quelques années comme *Ophioxylina* est en effet analogue avec la *Plumbagina* de Dulong.

#### 4. *Hunteria* Roxb.

L'auteur décrit l'alcaloïde qu'il a isolé de *H. corymbosa* Roxb.

#### 5. *Pseudochrosia* Bl.

*P. glomerata* Bl. très analogue à la famille sous 6, contient de même dans l'écorce un alcaloïde cristallin toxique.

#### 6. *Ochrosia* Juss.

Trois espèces de *Lactaria* qu'on range à présent dans ce genre, ont été analysées: *L* (= *O*) *acuminata*, *L. Ackeringae* et *L. Coccina* toutes trois décrites par Teijsmann et Binnendijk. Il faut y ranger le „arbor lactaria” de Rumphius, dans son temps très estimé comme remède. Ces espèces sont riches en alcaloïdes. Il est difficile de les séparer chimiquement, puisqu'il faut accepter au moins trois alcaloïdes divers.

De même *Bleekeria* (= *Ochrosia*) *Kalocarpa* Hasskl. renferme une forte quantité d'alcaloïde, l'écorce jusqu'à 1,2%. C'est surtout dans le genre *Ochrosia* qu'on rencontre, e. a. dans les plantes traitées sous 3, 5, 7, 9, 10, des quantités variées d'une substance fluorescente, dissoluble en chloroforme et donnant une teinte jaune brun. Par ses propriétés on la distingue difficilement des alcaloïdes incolores.

#### 7. *Kopsia* Bl.

Les graines de *K. flavida* Bl. sont riches en alcaloïde (1.85%), aussi celles de *Calpicarpum* (= *Kopsia*) *Roxburgii* (1.70%). Ce qu'il y a de curieux c'est que l'alcaloïde de ce dernier végétal doit être rangé parmi les toxiques tétaniques, tandis que la plupart des bases d'Apocynées causent la paralysie des organes.

On arrangera dans le jardin de *Tjikeumeuh* la culture de la première famille et de quelques autres Apocynées à alcaloïde afin de pouvoir disposer de tous les matériaux nécessaires pour un examen chimique et physiologique dans tous les détails.

#### 8. *Vinca* L.

L'auteur communique un examen provisoire de la *V. rosea* L.

contenant de l'alcaloïde; il ajoute qu'il serait désirable que les espèces de *Vinca* en Europe fussent soumises à un nouvel examen.

9. *Alstonia* R. Br.

Les feuilles de *Bluberopus* (= *Alstonia*) *villosus* Miq. renferment 0.4%, l'écorce 1.1% d'alcaloïde. Pour *B* (= *A*) *sericeus* A. Dec. le Dr. Eykman avait déjà constaté la présence d'alcaloïde.

10. *Voacanga* Thu.

Il faut ranger parmi les *Voacanga* *Orchipeda* (= *Voacanga*) *foetida* Bl. appliquée comme remède indigène dans le Java occidental. L'écorce contient 0.15% d'alcaloïde.

11. *Tabernaemontana* Pl.

*T. sphaerocarpa* Pl. est un remède répandu au Java sous les noms de *Djembiriet* et *Hamperoe badak*. Le procédé de préparer et les propriétés des alcaloïdes de l'écorce (0.5%) et des feuilles (0.2%) sont amplement décrits dans le rapport.

12. *Rhynchodia* Benth.

13. *Chonemorpha* G. Don.

Ces deux genres renferment de l'alcaloïde. Les plantes analysées de ce genre sont *Cercocona* (= *Rhynchodia*) *macrantha*. T. et B. et *Chonemorpha* *macrophylla* G. Don. L'alcaloïde est en si petites quantités qu'il importe plus à la systématique qu'à la pratique de la médecine. Jusqu'ici on avait cru devoir les ranger parmi les *Echitideae* sans alcaloïde, ce qui est invraisemblable au point de vue phytochimique.

Chapitre IV traite une plante qui a éveillé à plusieurs reprises l'attention des pharmacologues et des chimistes, autant pour son application dans la médecine indigène que par son analogie avec nombre de plantes vénéneuses connues. C'est *Cerbera Odollam* Hamilt. (Bientaroh) La plante offre la particularité que toutes les parties sont complètement innocentes, le noyau de la semence seul contient un poison violent.

Ce poison, *Cerberine*, est décrit dans le rapport avec un second de même exempt d'azote, introduit dans la science sous le nom d'*Odolline*. La *Cerberine* a une certaine analogie avec la *Thevetine* tirée de *Thevetia nercofolia* Juss, et avec la *Tanghinine* préparée dernièrement par Arnaud à Paris du poison du



Madagascar *Tanghinia veninifera* Poir. Les analogies et les divergences se trouvent détaillées dans le rapport avec plusieurs détails sur l'application de la *Cerbera* au Java.

Chapitre V: *Lauro-tétanine substance active de quelques Lauracées.*

1. Dans une brève introduction nous apprenons que les données recueillies jusqu'ici par la chimie sur la présence d'alcaloïdes dans les *Lauracées* sont extrêmement restreintes et se bornent en réalité à la science que *Nectandra* contient un ou plusieurs alcaloïdes (buxine), puis qu'un examen provisoire a constaté la présence d'alcaloïdes dans *Daphnoidium*, *Cryptocarya*, *Daphnandra* et *Haasia*.

L'auteur découvre que nombre de Lauracées des Indes contiennent des alcaloïdes; il est très difficile de les séparer et de les obtenir purs. Il y a cependant un alcaloïde tiré des *Lauracées* qu'on peut avoir sous la forme cristalline; il donne des réactions typiques et ressemble dans ses effets à la strychnine. L'auteur l'appelle pour cette raison *Lauro-tétanine*.

Il décrit amplement les propriétés de cet alcaloïde. D'après le rapport il donne, après avoir été dissous en acide sulfurique, un produit bleu indigo sous l'influence de faibles matières oxydantes; l'alcaloïde dissout facilement dans un excès de lessive de potasse. On le trouve dans la plante tantôt séparé, tantôt mêlé à d'autres alcaloïdes, aussi l'identification n'est pas fixée à cause de propriétés analogues d'autres bases trouvées dans d'autres Lauracées. L'auteur donne des détails sur la présence de cet alcaloïde en 6 espèces (2—7).

2. *Litsaea* Juss.

L'écorce du tronc de *L. chrysocoma* Bl. contient 1% de lauro-tétatine. L'auteur nous donne l'effet sur diverses espèces d'animaux, et la ressemblance frappante avec la strychnine, dont lauro-tétatine diffère par ses propriétés chimiques.

*L. javanica* Bl. et *L. latifolia* Bl. ne contiennent que de petites quantités de lauro-tétatine.

3. *Tetranthera* Nees.

L'écorce de *T. citrata* Nees, plante très connue du Java occidental, contient 0.4% d'alcaloïde, pour ses propriétés analogues



à lauro-tétanine. *T. amara* Nees, *T. lucida* Hsskl. et *T. intermedia* Bl. renferment le même principe tétanisant.

4. *Haasia* Bl.

*H. firma* Bl. contient de même de fortes quantités d'alcaloïde, ainsi que *H. squarrosa* Z et M. En 1886 le Dr. Eykman a déjà fixé l'attention sur cette plante; les propriétés de l'alcaloïde annoncé par lui, n'avaient pas été décrites jusqu'ici.

5. *Notaphoebe* Bl.

6. *Aperula* Bl.

7. *Actinodaphne* Nees.

Ces trois genres (spécialement les espèces *N. umbelliflora*, *Ap. species* et *Act. procera* Nees (dans le Jardin botanique) contiennent du lauro-tétanine.

8. Un appendice joint à ces recherches donne des notes provisoires sur quelques genres analogues aux Lauracées.

Ces genres, les voici:

a. *Hernandia* Bl., b. *Illigera* Bl. c. *Gyrocarpus* Jacq. et d. *Cassytha* Linn.

Tous contiennent un alcaloïde et des substances vénéneuses. On ne peut encore les indentifier avec le lauro-tétanine.

a. *Hernandia sonora* L., une des plantes les plus curieuses du Java, contient dans l'écorce 0.2% d'alcaloïde, moins toxique que le lauro-tétanine. Le rapport donne la préparation et les propriétés. L'alcaloïde du fruit de *H. ovigera* L. paraît analogue à la Buxine.

Des notes antérieures de l'auteur sur le même genre contiennent que la *Hernandia* de *Rumphius* („Arbor regis") est une plante toute différente et que la *Capellenia* (= *Endospermum* Benth.) *moluccana* T. et B. est une Euphorbiacée; l'ignorance de ce fait a donné lieu à de nombreuses erreurs dans les ouvrages les plus récents sur les plantes médicinales.

b. *Illigera pulchra* Bl. contient un alcaloïde qui ne diffère en rien de lauro-tétanine. L'identification se fera aussitôt qu'il y aura des matériaux suffisants pour un examen quantitatif détaillé.

c. *Gyrocarpus asiaticus* Wild. contient un alcaloïde vénéneux. Les recherches se poursuivent.

d. *Cassytha filiformis* L. contient de même une faible quantité d'alcaloïde (0.1%).

Dans les notes jointes à *a*, *b*, *c*, et *d* l'auteur rappelle les opinions divergentes de la place naturelle de ces quatre genres, qu'on a rangés dans des familles très différentes. Peut-être le phytochimiste pourra renseigner le systématique aussitôt que paraîtra l'identité ou l'analogie de structure de ces alcaloïdes (*a—d*) avec lauro-tétanine.

Le dernier chapitre VI porte: *premières notes sur l'étude des plantes des Indes-Néerlandaises contenant de l'acide cyanhydrique*. Sans doute les plantes cyanhydriques du Java méritent l'intérêt des chimistes et des botanistes, non seulement parce que l'étude de cette matière donne l'explication de l'application de ces plantes dans la médecine et comme poison, mais aussi parce qu'il importe pour la science de savoir quelles plantes contiennent du cyane et sous quelle forme il se présente dans la plante. L'auteur a divisé le chapitre en deux parties: 1<sup>e</sup> partie (1 et 2) sur les plantes à glycoside (amygdaline), 2<sup>e</sup> partie (3 et 4) sur les plantes à cyanique sans amygdaline.

1<sup>e</sup>. Les feuilles de l'*Asclepiadaceae* *Gymnema latifolium* Wall, du Java, contiennent de l'amygdaline amorphe.

Or, on rencontre ici le cas spécial que ces feuilles ne contiennent pas le ferment nécessaire pour le dédoublement d'amygdaline, de sorte qu'on peut distiller les feuilles sans obtenir du cyane ou benzaldehyde. Aussitôt qu'on ajoute un peu d'émulsion les produits de dédoublement se montrent abondamment.

2<sup>e</sup>. Les écorces de quelques arbres sylvestres du Java répandent une odeur prononcée d'amande amère. Une de ces écorces a été déterminée comme *Pygeum parviflorum* T et B et contient en effet de l'amygdaline. L'écorce et les feuilles de *P. latifolium* Miq. donnent de même à la distillation du cyane et du benzaldehyde. Au reste le genre appartient aux *Amygdaleae*.

3<sup>e</sup>. L'auteur traite la présence d'acide cyanhydrique dans le genre *Lasia* Lour. et d'autres *Lasieae* (Aroïdeae) indiennes. Les spadices de certaines Aroïdées du Java répandent en les ouvrant l'arome piquant de cyane libre, aussi l'examen a prouvé que

cette matière se trouve ici à l'état libre. Un spadice de *L. Zollingeri* Schott donna à la distillation une quantité de  $\pm 80$  HCN, sans doute inférieure à la quantité réelle, une partie s'étant perdue en fendant le spadice. Au reste la présence de cyanhydrique me semble intéressante pour le botaniste. En effet des recherches physiologiques pour décider si l'acide cyanhydrique est régulièrement exhalé par ces plantes, ne laisseraient pas d'être intéressantes; s'il y a ici un effet du procès de l'assimilation et d'autres questions seraient de même à résoudre.

*L. aculeata* Schott, *Cyrtosperma Merkusii*, *C. lasioides* Schott contiennent de même du cyane.

4<sup>e</sup>. Traite des genres *Pangium* Reinw. et *Hydnocarpus* Gaertn. (fam. des Bixineae).

*Pangium edule* Reinw. est une plante qu'on mange partout au Java, mais qui trouve de même son application comme poison. Cette contradiction apparente trouve son explication dans les résultats d'un examen chimique. Toutes les parties des plantes contiennent une forte quantité de cyane, libre ou faiblement lié à une matière fortement réducteur, peut-être un sucre. Le phytochimiste se voit à tout moment placé devant la nécessité de supposer de pareilles combinaisons faibles dans la cellule vivante qui se décomposent aussitôt que la cellule meurt. Dans les feuilles fraîches cueillies la quantité est abondante et monte à 0.34% de cyanhydrique.

L'auteur évalue la quantité entière dans un *P. edule* à 350 grammes au moins, quantité comme on n'en a jamais constaté jusqu'ici dans aucune plante. *Pangium* avec sa production de cyanhydrique, mérite toute attention au point de vue physiologique, plus encore que le genre *Lasia* traité ci-dessus.

L'indigène connaît parfaitement les propriétés vénéneuses de *Pangium*, il se sert de l'écorce et des feuilles comme toxique à la pêche.

Les semences sont une nourriture très goûtée après avoir subi une préparation qui fait disparaître le cyane vénéneux.

Quelquefois il arrive qu'une préparation maladroite a laissé une partie du poison, ce qui amène de nombreux cas d'empoisonnement.

sonnement avec ces graines. On croyait jusqu'ici qu'elles contenaient de la pricrotoxine, ce qui a paru être une erreur.

*Hydonocarpus inebrians* Vahl (= *H. venenatus* Gaertn.) est vénéneux à cause du cyane que l'auteur a pu constater.

L'analogie botanique se répète ici encore dans les propriétés chimiques.

---











ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG.

---

VOLUME X.





ANNALES  
DU  
JARDIN BOTANIQUE  
DE  
BUITENZORG,

PUBLIÉES PAR


M. LE DR. MELCHIOR TREUB,

Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.

Directeur du Jardin.

---

VOLUME X.



E. J. BRILL. — LEIDE.  
1891.

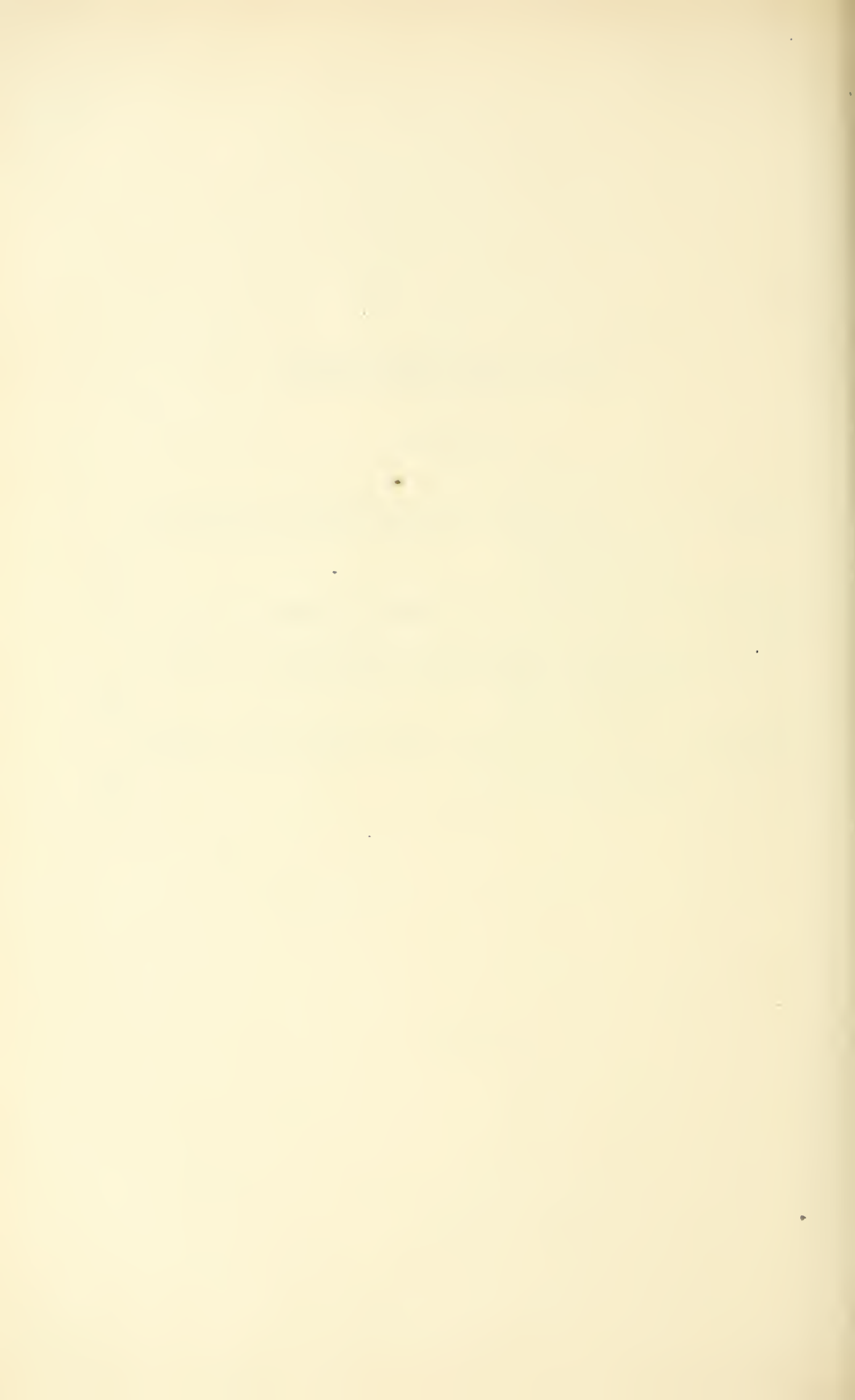


## TABLE DES MATIÈRES.

---

KARSTEN (G.), Untersuchungen über die Familie der Chroolepi- deen . . . . .	1
Figuren-Erklärung . . . . .	65
REINBOLD (TH.), Sargassen vom Indischen Archipel . . . . .	67
BURK (W), Beiträge zur Kenntniss der Myrmecophilen Pflanzen und der Bedeutung der Extranuptialen Nectarien . . . . .	75
Erklärung der Tafeln . . . . .	144
TREUB (M.), Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel . . . . .	145
Explication des Planches . . . . .	220

---



# UNTERSUCHUNGEN UEBER DIE FAMILIE DER CHROOLEPIDEEN,

VON

G. KARSTEN.

---

Für einen längeren aufenthalt im schönen Buitenzorg hatte ich, dem freundlichen rathe des Herrn Professor Graf zu Solms-Laubach folgend, eine untersuchung der tropischen epiphyllen algen in aussicht genommen, die seit den bekannten veröfentlichungen von Cunningham und von M. Ward im vordergrunde des interesses stehen. Den natürlichen ausgangspunkt boten die ja auch in Europa so zahlreichen Trentepohlia-formen dar, auf deren nahe beziehungen zu Cunningham's Mycoidea bereits von Schmitz und von Ward hingewiesen worden ist.

Die Gruppe der „Luftalgen“ hat mit ihrer eigenartigen lebensweise und aussehen den botanikern von jeher gewisse mühe bereitet. Meist hat man sie früher den pilzen oder den flechten zugezählt und erst Agardh <sup>1)</sup> erkannte ihre verwandschaft mit den algen. Er stellt die gattung Chroolepus auf, belässt jedoch einen teil der formen in der von Martius <sup>2)</sup> gebildeten gattung

---

1) Systema algarum. C. A. Agardh. Lundae 1824. pg. 34.

2) Flora cryptogamica Erlangensis. Norimbergae 1817. pg. 351.



*Trentepohlia*. Demnach ist gegen die priorität dieses letzteren als gattungsname nichts einzuwenden, doch werde ich für die ganze gruppe den Agardh'schen namen beibehalten, wie es auch sonst schon geschehen ist <sup>1)</sup>).

Die systematische umgrenzung der familie ist, wie schon die beträchtlichen differenzen der einzelnen neueren algenbearbeitungen zeigen, noch weit davon entfernt, eine streng definirte zu sein, und so muss ich den im folgenden zu behandelnden formenkreis hier schon annähernd begrenzen. Zu dem natürlichen verwandschaftskreise der Chroolepideen rechne ich alle an der luft lebenden, durch den besitz von Hämatochrom ausgezeichneten algen, welche aus räschen bildenden mehr oder weniger verzweigten zellfäden bestehen oder welche eine flächenförmige ausbreitung auf dem substrate, mit oder ohne behaarung, zeigen. In 2 verschiedenen sporangienformen, welche im folgenden als kugelsporangien und als hakensporangien beschrieben werden sollen, werden gleichgeformte, stets mit 2 cilien versehene Schwärmer, als fortpflanzungsorgane entwickelt. Für die lediglich fadenförmigen algen dieser Gruppe ist der Gattungsname *Trentepohlia* Mart. eingeführt, die flächenförmig ausgebreiteten formen sind, soweit sie unbehaart sind, der Gattung *Phycopeltis* Millardet zuzurechnen, die behaarten dagegen fallen unter die Gattung *Cephaleuros* Kunze.

Die wesentlichste litteratur über die so umschriebenen *Chroolepideae* ist die folgende.

Cohn beobachtet die bildung von Schwärmsporen <sup>2)</sup>).

Kützing stellt eine fülle neuer species auf <sup>3)</sup>).

Caspary beobachtet Schwärmer und giebt zuerst nähere angaben über Zellinhalt und Zellwand <sup>4)</sup>).

Hildebrandt <sup>5)</sup> und Gobi <sup>6)</sup> beschreiben neue formen, die sich

1) cf. Lagerheim. Bidrag till Sveriges Algflora. Ofversigt of K. Vet. Akad. Förk. Stockholm 1884. pg. 74.

Wille in Engler u. Prantl. Nat. Pflanzen fam. I. 2. pg. 97.

2) Hedwigia 1852. 1.

3) Tab. phycol. IV. 1854 und vorher in phycologia generalis u. species algarum.

4) Flora 1858. pg. 579.

5) Bot. Ztg. 1861. pg. 81.

6) Algolog. studien. Mélanges biologiques VIII. St. Pétersbourg. 1871.

durch eigenthümlichkeiten der sporangienform auszeichnen.

Bornet <sup>1)</sup> und später Frank <sup>2)</sup> geben ausführliche nachrichten über die lebensweise von *Chroolepus umbrinus* (= *Trentepohlia umbrina*) und ihre beziehungen zu einigen flechten, hier ist auch die ältere und insbesondere die auf flechten bezügliche litteratur zusammengestellt.

Wille <sup>3)</sup> und Lagerheim <sup>4)</sup> beobachten die kopulation von Schwärmsporen.

Im Jahre 1870 entdeckte Millardet <sup>5)</sup> eine auf *abies pectinata* Nadeln wachsende, scheibenförmige alge, welche er zunächst mit *Coleochaete* verglich und *Phycopeltis epiphyton* nannte, dann erschien 1877 Cunningham's <sup>6)</sup> arbeit über *Mycoidea parasitica* und Marshall Ward folgte 1883 mit der publication über *Strigula complanata* <sup>7)</sup>.

Die Cunningham'schen angaben enthalten zwar viel unrichtiges oder halbrichtiges, das trotz der vielleicht allzu schüchternen berichtigung Ward's in neuere algenfloren eingang gefunden hat, sie haben aber das grosse verdienst, die aufmerksamkeit diesen interessanten gebilden zugewandt zu haben, an denen früher viele botaniker schon achtlos vorüber gegangen waren. So folgt denn in neuester Zeit eine fülle von publicationen. Insbesondere De Toni und De Wildeman haben an todtm und lebendem material beobachtungen gemacht, die sie in einer grossen reihe von Mittheilungen veröffentlichen <sup>8)</sup>.

1) Recherches sur les gonidies des lichens, ann. des sc. nat. ser. V 17. pg. 45. 1873.

2) Beiträge zur biologie d. pflanzen. her. v. Cohn II 2. pg. 123. 1876.

3) Pringsh. Jahrb. f. w. b. 18. pg. 426. 1887. früher schon schwedisch publ.

4) l. c.

5) ..... sur un genre nouveau d'algues chlorosporées in den mémoires de la soc. des sc. nat. de Strassbourg. VI 2. 1870.

6) On *Mycoidea parasitica*.... by D. D. Cunningham. Trans. Linn. soc. ser. 2 bot vol. 1. 1877.

7) On the structure, development and life-history of a tropical epiphyllous lichen by H. Marshall Ward. trans. Linn. soc. ser. 2 bot. Vol. II. 1883.

8) Cf. la nuova notarisia. April 1890. revisione di alcuni generi di chloroficee. epifite. und Bull. de la soc. R. de bot. de Belgique. 27. 1888. pg. 79. 119. u.s.f. an beiden orten zahlreiche weitere litteratur angaben.

Ebenfalls auf todttes material stützt sich die arbeit von Hariot <sup>1)</sup> die später zu erwähnen sein wird.

---

# I.

So gross nun auch die anzahl der über die *Chroolepideen* vorhandenen publicationen ist, die angaben über die entwicklungsgeschichte sowohl wie über die beschaffenheit der zellen im einzelnen, über die verwandschaft der familie, wie über ihr biologisches verhalten, weisen sehr beträchtliche lücken auf. Die hier zunächst folgenden beschreibungen und beobachtungen sind vielleicht geeignet, hier oder da unsere kenntniss der gruppe zu vervollständigen. Jedenfalls musste das grossentheils an neuen formen gesammelte beobachtungsmaterial vorangestellt sein, um der beabsichtigten vergleichung und zusammenfassung dienstbar zu werden.

## *Trentepohlia umbrina. Bornet.*

Ogleich ich den vielen beschreibungen dieser species, insonderheit den trefflichen von Bornet <sup>2)</sup> und Frank <sup>3)</sup> gegebenen, wenig hinzuzufügen habe, so möchte ich doch mit dieser einfachsten art unseres genus beginnen.

*Trentepohlia umbrina* bildet braun-rothe überzüge auf der rinde unserer verschiedenen baeume und bevorzugt offenbar die feuchtere West- und Nordwestseite ihrer wirthe. Die pflanze besteht aus mehr oder weniger runden, einzelnen oder zu kurzen, auch verzweigten reihen verbundenen, und dann gegen einander abgeplatteten, derbwandigen zellen. Die unverholzte, deutlich concentrisch geschichtete membran verquillt in  $H_2SO_4$  fast momentan bis zur unkenntlichkeit, nimmt bei behandlung in  $KOH$  ihr doppeltes volum ein und zeigt alle sonstigen cellulose reactionen. Von dem zellinhalt ist das in mehr oder weniger grossen, meist winzigen und zahllosen troepfchen zusam-

---

1) P. Hariot Note sur le genre *Cephaleuros*. Journal de botanique. red. L. Morot III. pag. 274.

2) lc. pg. 54.

3) lc. pg. 155. ff.

mengedrängte, rothbraune oel, Hämatochrom genannt, am bemerkbarsten; es erfüllt oft die ganze zelle und verdeckt das chlorophyll, zellkern u. s. w. Dieser körper ist in Wasser und alcohol unlöslich, löst sich schwer in abs. alcohol, besser in äther und chloroform; er fliesst beim tode der zelle aus einander und erfüllt dann das zelllumen gleichmässig. Die lösung besitzt einen veilchenartigen geruch, der sich auch nach der bei andauernder beleuchtung erfolgenden entfärbung nicht verliert. Der körper färbt sich mit Jod und Chlor-Zink-Jod intensiv schwarz, mit  $H_2SO_4$  dunkelblau; osmiumsäure ruft tief braune-schwarze färbung hervor.

Objectträgerkulturen von *Trentepohlia umbrina* sind im vergleich mit anderen algen-kulturen leicht anzustellen. Sowohl im hängetropfen wie im eingeschliffenen objectträger habe ich grössere und kleinste mengen monatelang gehalten; wesentlich scheint die verwendung geringster wassermengen, am besten schwacher naehrsalz-lösung zu sein. Es steht diese relative unempfindlichkeit gegen äussere einflüsse im directen gegensatz zu eigentlich allen anderen algen und sie ist wohl nur durch die lebensweise dieser „luftalgen“ erklärlich.

Hat man frisches material von *Trentepohlia umbrina* angefeuchtet, so ist alsbald schwärmer-bildung wahrzunehmen.

Die schwärmer fig. 1. I haben eine plattgedrückte gestalt; ihre länge beträgt im durchschnitt aus mehreren messungen  $11\ \mu$ ; die breite der flachen seite  $7\ \mu$ ; diejenige der hohen kante circa  $3\ \mu$ . Sie besitzen 2 schwer sichtbare cilien, die wohl ein wenig länger sind als der körper selbst und sich sehr lebhaft bewegen, die farbe des schwärmers ist roth, durch zahlreiche kleinste Tropfen Hämatochrom bedingt; mehr oder weniger zahlreiche chlorophyllkörner von rundlicher bis länglicher gestalt vermögen die gesamtfarbe nur wenig zu modificiren.

Zur ruhe gelangt, meist am rande des tropfens resp. der einschleifung, runden die schwärmer sich ab und umgeben sich nach verschieden langer zeit mit einer cellulose membran. Die farbe bleibt zunächst dieselbe. Langsam beginnt dann die grössenzunahme der kugel, die rothe inhaltsmasse ballt sich in der



mitte zusammen und der rand erhält eine bald recht intensive grüne färbung durch die nach aussen gewanderten chlorophyllkörner. Es ist jetzt in jeder zelle 1 homogen weiss erscheinender, rundlicher körper vorhanden, der nach seinem aussehen und der färbung mit Methylgrün-essigsäure als zellkern zu deuten ist. An etwas älteren stadien finden sich diese körper zu 2 bis mehreren, sie liegen der rothen mittelmasse meist seitlich an. Eine bildung von stärke ist niemals wahrzunehmen, wie schon Frank <sup>1)</sup> festgestellt hat; es beruhen die darauf bezüglichen angaben <sup>2)</sup> auf einer verwechslung mit dem bei Jod zusatz gleich stärke schwarz gefärbten Hämatochrom. Bei fortschreitender vergrösserung des keimlings bildet sich an einer, wie es mir trotz einseitig einfallenden lichte scheinen wollte, nicht vom lichte allein bestimmten seite eine ausbuchtung, die sich in einen fortsatz verlängert, rundlich anschwillt und durch eine zellwand von der ersten zelle abtrennt. Beide zellen fahren fort an grösse zuzunehmen u. s. f. eine jede solche vegetative zelle kann später in ein zoosporangium umgewandelt werden. In diesem falle, der durch alter und ernährungsverhältnisse der Zelle bedingt scheint, verschwindet allmählich die scharfe trennung des chlorophylls vom rothen farbstoff; letzterer tritt in feinster verteilung an die peripherie und das ganze nimmt eine mischfarbe an. An beliebiger stelle der kugelartig anschwellenden zelle bildet sich ein fortsatz, der häufig die länge der zelle selbst erreicht. An seiner spitze zeigt sich starke cellulose ansammlung, sodass die wandung hier oft das vielfache an dicke wie an anderen stellen besitzt. fig. 1. I. Gerade am scheitel beginnt dann eine verquellung der membran, während die benachbarten teile erhalten bleiben. So entsteht ein mit der verquollenen masse ausgefüllter zugang ins innere der zelle, der nur noch durch die nicht mit-verquellende innerste Membranschichte vom zellinhalte abgeschlossen bleibt.

Die protoplasmatische inhaltsmasse hat sich inzwischen in portionen differenziert, deren zunaechst undeutliche grenzen sich

---

1) lc. pg. 138.

2) cf. Caspary lc. pg. 584. etc.



nach und nach schärfer gegen einander abheben. das zoosporangium ist fertig zum ausschwärmen. Die zahl der in einem sporangium gebildeten schwärmer vermochte ich nicht genau festzustellen, Hildebrand <sup>1)</sup> giebt für eine andere form 32 und 64 als regelmässig gefundene zahlen an.

Das ausschwärmen ist ausser an ein bestimmtes entwicklungsstadium gebunden an genügende wasserzufuhr und temperatur <sup>2)</sup> unabhängig dagegen vom licht, wie dies ja auch den lebensbedingungen der pflanze entspricht, welche die für sie nicht immer vorhandene feuchtigkeit benutzen muss, wann immer sie sie findet. Zweifelhaft ist mir dagegen, ob nicht hin und wieder noch nicht völlig ausgebildete sporangien durch reichlichen und plötzlichen wasserzusatz überrumpelt und voreilig zum ausschwärmen können veranlasst werden.

Bei einem normal reifen sporangium sieht man im betreffenden augenblick die bisdahin geschlossene innenmembran mit einem ruck gesprengt; die sporen treten einzeln, in langgestreckter form und meist mit dem cilienlosen hinter-ende zuerst aus der öffnung hervor. Ist eine solche schwärmspore ins freie gelangt, so dreht sie sich um und beginnt mit den cilien lebhaft schwingend davonzueilen. Mit einem ruck ist sogleich die oeffnung durch den nächsten austretenden schwärmer geschlossen. Es scheint demnach das ausschwärmen durch den turgor der mutterzelle bewirkt zu werden. Die letzten schwärmer können natürlich nicht mehr durch den turgor expediert werden, man sieht sie oft lange in der mutterzellmembran umherirren, bis sie den einzigen ausweg gefunden.

Obgleich es leicht möglich war, verschiedene sporangien gleichzeitig ausschwärmen zu lassen und zahlreiche schwärmer verschiedenster herkunft im gesichtsfelde zu beobachten, so zeigte diese form doch niemals eine kopulation. Dagegen konnte in der angegebenen weise der gesammte entwicklungsgang eines individuum vom ausschwärmen, ohne kopulation keimen, bis zur abermaligen schwärmerentleerung verfolgt werden; es wurde dieser ganze entwicklungsgang vom schnellst gewachsenen in-

1) lc. pg. 84.

2) cf. Caspary, Hildebrand lc.

dividuum in etwas über 2 Monaten vollendet (2 Mai—13 Juli 1888.)

Freilich zeigten diese kultur-exemplare ein wesentlich anderes aussehen als im freien gefundene *Trentepohlia umbrina* Pflanzen. Statt der dicken, geschichteten membranen war nur eine dünne cellulose-haut vorhanden, und das rothbraune, sonst die ganze zelle erfüllende Hämatochrom war von einem intensiv grünen rande, der im freien meist nicht ins auge fallenden chlorophyllkörner umgeben. Dieselben differenzen haben Bornet <sup>1)</sup> und Frank <sup>2)</sup> bei den als flechtengonidien wachsenden, wie bei den ins Periderm des wirthes eingedrungenen *Trentepohlia* zellen nachgewiesen; es wird eben in diesen beiden fällen, wie in den kulturen, der enorme aufwand von schutzmitteln gegen austrocknung, wie ihn eine derartig massige cellulosewand doch darstellt, überflüssig, und andererseits fallen bei stets gleichmässiger feuchtigkeit die vorübergehenden, durch wassermangel bedingten, ruhestadien fort, welche im gänzlichen zurücktreten der chorophyllkörner ihren ausdruck finden; die zellen bleiben grün.

### *Trentepohlia maxima*. nov. spec.

Am lago di Como fand sich eine *Trentepohlia* form, welche ganze felswände mit einem ausserordentlich auffallenden, gold-orangegelben überzuge bedeckte; später wurde dieselbe form im Kaiserstuhl bei Freiburg (Baden) wiedergefunden <sup>3)</sup> da keine mir bekannte beschreibung auf die pflanze anwendbar erschien, habe ich sie ihrer beträchtlichen grösse wegen *maxima* genannt; die form steht jedenfalls zu *Trentepohlia aurea* Mart. in näherer beziehung.

Die rasen liessen sich in über handgrossen stücken abheben, sie waren bis  $\frac{1}{2}$  cm. stark und bestanden aus reich verästelten und in einander verschlungenen, im ganzen aber aufrechten

1) lc. pag. 54.      2) lc. pg. 158 ff.

3) Herr Dr. Jost hatte die freundlichkeit mir wiederholt proben dieser wie auch der vorigen species zu senden.

zellfäden. fig. 4. I. Das fest anhaftende substrat erwies sich als lage abgestorbener, gleicher zellfäden, so dass die rasen recht alt sein dürften; sonnige standorte schienen bevorzugt.

Die verzweigungen lassen einen eigentlichen hauptstamm nicht erkennen; sie sind von zweierlei art. die erstere form besitzt einen zellen durchmesser von ungefähr  $18\ \mu$ . und eine länge von  $38\ \mu$ . die dicke der längswände beträgt  $2,5\ \mu$ , diejenige der querwände  $1,5\ \mu$ . die querwände zeigen einen grossen tüpfel, der aber bei dem bedeutenden querdurchmesser der zelle schlecht zu erkennen ist. Diese erste art der äste, fig. 6—9. I. zeigt in ihrer ganzen länge zellen von fast gleichem durchmesser, die endzelle ist bei sehr viel geringerer wandstärke oft kopfförmig angeschwollen und als sporangium ausgebildet. Die zweite form der verzweigungen (fig. 5. I.) hat nur halb so starken zelldurchmesser, die zellreihe verjüngt sich dem scheitel zu und endigt in einer spitz zulaufenden, vorne mit stärkerer wandverdickung versehenen zelle; diese äste mögen als „haare“ bezeichnet werden; auch ihre querwände zeigen tüpfelbildung. Irgend welche regel in dem auftreten oder eine abhängigkeit beider verästelungen von einander ist nicht wahrzunehmen, das ganze bildet aber einen so dichten rasen, dass ein darauf gebrachter wassertropfen sofort capillar eingesogen wird. Der zellinhalt bietet gegen *Trentepohlia umbrina* nichts neues, nur ist die farbe des ganz gleich reagirenden Hämatochrom's nicht braunroth sondern gold-orangegelb. Zoosporangien werden niemals im fadenverlauf sondern stets terminal gebildet, sei es an längeren ästen oder an kurzen seitlichen auszweigungen.

Die objectträgerkultur wurde wieder im hängetropfen wie im eingeschliffenen objectträger unternommen; sie gelang in beiden fällen.

Ein reichlicher chlorophyllg halt tritt alsbald auf, das Hämatochrom nimmt ab und sammelt sich in der mitte an (fig. 8. 9. I.) die chlorophyllkörner sind rund und ziemlich gross. Die neugebildeten zellen erhalten nur dünne zellwände, die erwähnten haare gehen langsam ein oder bilden sich in ein kleines, kugelig anschwellendes sporangium um. Die andere ver-

zweigungsform tritt allein noch auf; während die gliederzellen eine scharfe trennung zwischen grünem rand und gelber mitte zeigen, nehmen die dicht mit feinkörnigem inhalt gefüllten scheitelzellen mehr eine mischfarbe an. Zoosporangien wurden in der kultur nicht weiter angelegt, doch gelangten die vorher gebildeten zum ausschwärmen. Die letzten entwickelungsstadien bieten gegen *Trentepohlia umbrina* nichts neues, die zur ruhe gelangten schwärmer (fig. 10. I.) runden sich nach verlust der 2 cilien ab, vergrössern sich und wachsen zu mehrzelligen fäden heran, die sich schliesslich verzweigen, der zellinhalt lässt 1, später 2 und mehr zellkerne erkennen, die dünnen zellwände, reicher chlorophyllgehalt und zurücktreten des Hämatochrom's sind differenzen gegen die im freien gefundenen exemplare, welche schon bei *Trentepohlia umbrina* erwähnt wurden.

*Trentepohlia Jolithus* erhielt ich von der Schneekoppe, die form soll hier nur angeführt sein, um auf die ausgeprägte tüpfelbildung aufmerksam zu machen, die sich regelmässig auf den querscheiden der vegetativen zellen findet. fig. 2. I.

Eine weitere form endlich, die mir der *Trentepohlia abietina* Wille am nächsten zu stehen scheint, und auf abies pectinata-rinde bei Baden-Baden gefunden wurde, zeigt gold gelbe, dem substrate eng anliegende, und oft neben einander flächenartig ausgebreitete fäden; sie ist hier der form ihrer sporangien wegen zu erwähnen. fig. 3. I. diese sitzen, wie diejenigen von *Trentepohlia uncinata* Gobi<sup>1)</sup> einer hakenförmig gebogenen zelle, der halszelle, auf und sind von ihr durch eine eigenartig gebaute querwand getrennt. Die kreisförmige wand besitzt nämlich an der ganzen peripherie sowohl, wie in einem inneren, damit concentrischen kreise, eine erheblich grössere stärke, als an den dazwischen liegenden stellen; es ist also im centrum eine tüpfelung vorhanden, die allseitig d.h. ringförmig, von einer wandverdickung umgeben ist, es folgt wiederum eine ringförmige dünne, getüpfelte partie und diese ist wiederum von der peripherischen, ringförmigen wandverstärkung eingeschlossen cf.

1) f. Gobi: lc.



auch fig. 11. IV. diese häufig in unserem formenkreis wiederkehrende wandbildung mag als doppelt ringförmige wandverdickung oder als *doppelte tüpfelung* bezeichnet sein. Die halszelle ist inhaltsarm und farblos. In der abgeschnittenen kugeligen zelle, der kopfzelle, werden zahlreiche schwärmer entwickelt, die durch ein an der spitze sich bildendes loch mit verquellender papille ihren weg ins freie finden, das ganze gebilde soll analog dem der *Trentepohlia uncinata* als *hakensporangium* bezeichnet werden. Das charakteristikum eines solchen hakensporangium's sehe ich in der hakenförmigen halszelle und der doppeltgetüpfelten wand zwischen ihr und der köpfchenförmigen sporenmutterzelle.

Die bisher bei *Trentepohlia umbrina* wie *Trentepohlia maxima* gefundene sporangienform mag, ihrer kugeligen anschwellung wegen, als *kugelsporangium* davon unterschieden sein. Die kugelsporangien sind ungestielt, sie haben keine halszelle; sie können in der regel schon als vegetative zellen längere zeit vorhanden gewesen sein, bevor sie zur sporenbildung schreiten.

### *Trentepohlia moniliformis*. nov. spec.

Eine der häufigsten *Trentepohlia* formen auf Java, insbesondere im Buitenzorger garten sehr verbreitet, tritt als rasen von intensiv goldgelber farbe auf steinen wie an baumrinde auf. fig. 4. VI. zeigt ein photographisches habitusbild. Die einzelnen zellen sind stark aufgeblasen und verzweigen sich nach beiden enden zu; so kommt eine perlschnurähnliche gestalt zu stande, welche diese form sehr gut characterisirt. fig. 1. u. 10. II. Der name *moniliformis* ist zwar bereits von Kützing angewandt, doch ist die von ihm so benannte pflanze wohl mit *Trentepohlia umbrina* und einigen sie umspinnenden pilzhyphen zu identifizieren. (cf. tab. phycolog. 4. tab. 97. 1. *Chroolepus moniliforme*) Die zellen von unserer *Trentepohlia moniliformis* sind etwa 30  $\mu$  lang und an der breitesten stelle etwa 20  $\mu$  breit, an den ansatzstellen der querwände dagegen auf 9  $\mu$  verzüngt. Tüpfel sind nicht vorhanden, doch sind sämtliche zellwände sehr



dünn. Die verzweigung ist reich. Neue zellen treten als papillenartige hervorwölbungen apical oder seitlich an älteren zellen auf; die papillen können eine beträchtliche grösse erreichen, bevor sie sich als neue zellen von der mutterzelle abtrennen. Irgend welche sporangienbildung konnte niemals, auch in kultur nicht, wahrgenommen werden. Bei objectträgerkultur zeigt diese form keine wesentliche veränderung in der ausbildung der auch sonst stets sehr dünnen zellwände. Der zellinhalt zeigt ausser chlorophyllbändern goldgelbes hämatochrom in tropfenartiger verteilung; es wird in kulturen vermindert, ohne jemals ganz zu schwinden. Stärke ist nicht vorhanden.

*Trentepohlia crassisaepa* nov. spec.

Ein jeder, der im herrlichen Tjibodas einige zeit verweilen durfte, wird den punkt des gartens erinnern, wo sich oberhalb des dichten Cupressus-hains und einiger Eucalyptusstämme dem erstaunten auge ein prächtiger blick bietet über das tief eingeschnittene thal des rauschenden tjibodas hinweg in die fruchtbare Preanger ebene und auf die lang auslaufende reihe abenteuerlichst gestalteter gebirgszüge. Diese Eucalyptus stämme nun sind von einem intensiv goldgelben rasen dick überkleidet, der sich, wo die borke abgeschuppt ist, binnen kurzer frist neu bildet. Es ist eine interessante *Trentepohlia*-form die ursache davon. Die form besteht aus buschig verzweigten, niederliegenden bis aufrechten fäden und ist gekennzeichnet durch ihre, die längswände um das doppelte an stärke übertreffenden querwände, in deren mitte ein grosser tüpfel deutlich erkennbar ist (fig. 2. II.) An der spitze unverletzter fäden ist ein geschichtetes cellulosehütchen vorhanden. Die breite der fäden ist  $7\ \mu$ . Die länge des zellinnern  $12\ \mu$ . Die dicke der querwände  $4\ \mu$  im mittel. Der zellinhalt besteht ausser in chlorophyllkörnern in leuchtend gelbem, in kleinen tröpfchen verteiltem Hämatochrom. Die sporangien sind kugelförmig, seitlich oder endständig mit kurzer papillenförmiger öffnung, schwärmer mit 2 cilien; sie besitzen zunächst längliche gestalt, runden sich aber bald ab. Sie gingen alle schnell zu grunde, keimung oder kopulation ist nicht beobachtet.

*Trentepohlia bisporangiata*. nov. spec.

Als hellgelber-goldfarbener rasen zeigt sich auf Java sehr häufig eine *Trentepohlia*form, welche zunächst mit der vorher beschriebenen *maxima* grosse ähnlichkeit zu haben scheint. An steinen, wie an baumrinde, besonders häufig auch als loses geflecht zwischen grashalmen fand sie sich. Die fäden (fig. 3—5 II) sind weniger verzweigt als bei *Trentepohlia maxima*, die einzelnen zellen sind schmärer und länger, die haare fehlen ganz. Im durchschnitt maassen die zellen  $16\ \mu$  breite und  $52\ \mu$  länge. Die zellwände sind dünn, die querwände besitzen eine tüpfelstelle, der zellinhalt zeigt bänderförmige bis runde chlorophyllkörper und ein röthlich gelbes öl in tropfen verschiedenster grösse. Sporangien treten in zweierlei form auf, zunächst als seitliche oder apikale kugeln, die ohne stiel dem faden aufsitzen, (fig. 5. II) die form der kugeln ist eine etwas plattgedrückte, sie messen  $24:22\ \mu$ . Die ganz kurze, papillenförmige öffnung ist an beliebiger stelle der kugel vorhanden. Die zweite sporangienform ist die der hakensporangien, beide findet man auch am selben faden inserirt. Die endzelle eines zur hakensporangienbildung schreitenden fadens schwillt stark an und lässt an verschiedenen stellen ihres scheitels nach einander ausstülpungen auftreten; (fig. 3. II.) diese wachsen zu je einer unten sackförmig erweiterten, oben hakig gebogenen, farblosen zelle heran, welche an ihrer spitze eine kugelige-ovale zelle abschnürt, die sich stark mit protoplasma und farbstoff füllt. Es ist das je eine halszelle mit ihrem sporangiumköpfchen, nur dass hier mehrere halszellen einer gemeinsamen basalzelle entspringen, so dass das gesammte hakensporangium ein recht complicirtes gebilde darstellt. Eine jede halszelle ist wiederum mit der doppelt getüpfelten querwand gegen die kopfzelle abgeschlossen (cf. *Tr. abietina*). Diese querwand entsteht zunächst als einfache celluloselamelle, an der erst später die verdickungsringe als secundäre bildung aufgelagert werden. Der äussere, periphere ring erscheint vor dem inneren (fig. 3. II) und ist auch meist der stärkere. Die kleine öffnungspapille des

köpfchens tritt an einem der beiden pole des ovalen gebildes auf, sie kann nach beliebiger richtung aufwärts oder abwärts gerichtet sein. In der basalzelle wie in jeder der farblosen halszellen ist deutlich ein zellkern wahrzunehmen.

*Trentepohlia cyanea*. nov. spec.

Im urwalde bei Tjibodas, besonders auch an der Telaga Warna, dem kleinen, unterhalb der passhöhe des Megamendong gelegenen see, fielen mir eigenthümlich sammetähnliche flecken auf vielen blättern auf, die trocken von schmutzig grüngelber farbe waren, bei jeder benetzung das wasser einsinken liessen und dann eine tiefblaue-schwarze färbung annahmen. Bei näherer untersuchung zeigte sich, dass der sammetne rasen aus zahllosen, der blattfläche dicht angeschmiegtten *Trentepohlia*-fäden bestand, (fig. 6 II) die, ohne irgend in eine flächenförmige bildung überzugehen, neben und übereinander hinwuchsen und spitz zulaufende ästchen, als vom substrat abstehende behaarung, aufrecht in die höhe sandten. Diese letzteren bedingten das sammetne aussehen und das einsinken des wassers. Der zellinhalt zeigte ausser chlorophyllkörpern gelbliche Hämatochromtropfen. Die wände waren sehr dünne und zart. An den haarästen fanden sich seitlich inserirte kugelsporangien. Schwärmerbildung konnte nicht beobachtet werden.

---

*Phycopeltis epiphyton* Millardet.

Nach der beschreibung Millardets <sup>1)</sup> bildet die alge rundliche flecken bis zu 0,1 mm. grösse im durchmesser; diese liegen dem substrat mit der ganzen unterseite flach auf und zeigen eine von grün ins orange-gelb wechselnde farbe. Als zellinhalt wird ein feinkörniges orange farbenes pigment angegeben, das jedoch nicht weiter auf seine reactionen untersucht scheint. Es wurde

---

1) l. c. pag. 42.

ferner die bildung von zoosporen in älteren zellen der radial ausstrahlenden, dichotom verzweigten zellreihen beobachtet. Die mutterzellen änderten dabei äusserlich ihre form nicht, nur bildeten sie beim entlassen der mit 2 cilien versehenen schwärmer ein rundes loch in der membran ihrer oberseite. Die entleerten zellen mit der durchbohrung ihrer membran fanden sich häufig in älteren individuen. In einer solchen sporenmutterzelle sollen meist 20—30 Schwärmer enthalten gewesen sein. Dieselben sind ebenfalls orange-gelb und 5  $\mu$ . lang. Ihre form ist zunächst eiförmig. Im verlaufe von 5 minuten runden sie sich aber ab und setzen sich irgendwo fest. Die weiteren entwicklungsstadien, welche nicht continuirlich beobachtet scheinen sondern wohl am mitgebrachten material aufgefunden wurden, zeigen an verschiedenen stellen radiale einbuchtungen der kreisförmigen scheibe; dieselben springen bald weiter nach innen vor, und so bilden sich vom rande aus einreissend die radialen zellwände. Durch das gleichmässig fortschreitende dichotome wachstum der zwischen ihnen liegenden zellen, vergrössert sich die kleine scheibe allseitig, so dass der kreis der entwicklung hiermit geschlossen erscheint. Irgend welche sexuellen fortpflanzungsorgane vermochte Millardet nicht sicher festzustellen.

Diesen beobachtungen habe ich wenig hinzuzufügen. Das pflänzchen ist bei Allerheiligen im Schwarzwald nicht selten, wahrscheinlich auch überhaupt weiter verbreitet, obschon seiner geringen grösse wegen schwer aufzufinden. Das pigment ist den, bei allen Trentepohlia arten so häufigen, Hämatochromkugeln ähnlich, tropfenförmig im zelllumen verteilt, und zeigt genau gleiche reactionen. Die form der chlorophyllkörper vermag ich zur zeit nicht anzugeben, da mich hier meine aufzeichnungen im stich lassen. Alle bemühungen, eine weitere sporangienform zu finden, kopulation der schwärmsporen zu sehen oder die alge längere zeit in kultur zu behalten, waren erfolglos.



*Phycopeltis Treubii*. nov. spec.

Als bald nach meiner ankunft in Buitenzorg machte Herr Director Treub mich auf eine algenform aufmerksam, die sich auf der blattoberseite von *Erythroylon laurifolius* in gestalt mattglänzender kleiner kreise zeigte. Es sei mir gestattet, den namen des Herrn Director Treub auf diese algenform zu übertragen.

*Phycopeltis Treubii* fand sich später noch auf den blättern von *Diospyros*, *Myristica*, *Sterculia* arten, auf *Garcinia Mangostana*, *Leea sambucina* etc. die grösse der einzelnen räschen ist meist 2—3 mm. im durchmesser, doch sah ich in Amboina wohl mehr als doppelt so grosse exemplare. Die alge liegt dem substrate ganz glatt auf, sie besteht aus von einem puncte allseitig radial verlaufenden, unter sich fest verwachsenen zellfäden, die sich nur in einer ebene dichotomisch verzweigen. fig. 1 III. Der thallus bleibt also stets einschichtig. Er lässt sich mit dem messer leicht unbeschädigt vom substrate abheben. Der erwähnte matte glanz ist vielleicht darauf zurückzuführen, dass sich zwischen alge and substrat eine äusserst dünne luftschicht befindet? Der zellinhalt zeigt chlorophyllplatten mehr oder weniger von einem rothbraunen hämatochrom verdeckt. An schattigen orten wachsende exemplare haben mehr chlorophyll als in der sonne befindliche individuen; in der feuchten jahreszeit findet man allgemein das chlorophyll vorherrschen, in der trocknen periode überwiegt das Hämatochrom.

Ältere pflanzen zeigen stets stellen, an welchen zellreihen abgestorben sind; in der nächsten vegetationszeit bewachsen junge, von den am leben gebliebenen nachbarreihen herstammende zellflächen das gebiet der abgestorbenen von beiden seiten her. In der mitte zusammen treffend müssen sie ihr wachstum einstellen. In der regel bilden sich dann solche, in ihrem wachstum gehemmte zellen zu sporangien um. (fig. 1. III) Sie schwellen kugelig an, der zellinhalt zeigt eine von den vegetativen zellen deutlich verschiedene mischfarbe. Man sieht ihn sich in portionen teilen, die sich langsam schärfer gegen



einander abgrenzen. Kurz vor der sporenreife bildet sich ein rundes loch auf der oberseite, aus dem dann bei Wasserzutritt die schwärmer entleert werden. Eine abhängigkeit des ausschwärmens von der tageszeit, wie Millardet es für seine form angiebt, konnte ich hier nicht erkennen. Die schwärmer sind zunächst oval geformt, tragen 2 cilien, sind gegen  $7\mu$  lang; doch kann ich genauere maasse nicht angeben, weiss auch nicht, ob hier eine abplattung vorhanden ist, wie bei *Trentepohlia umbrina*. Die, nach dem ausschwärmen dieser zelle, an's ende der reihe gerückte nächstfolgende zelle schreitet nunmehr auch zur sporenbildung und so fort. Hin und wieder sieht man auch andere nicht gerade am ende einer zellreihe gelegene zellen als sporangien entwickelt. Ausser dieser bildung von kugelsporangien, die ja schon bei *Phycopeltis epiphyton* in durchaus analoger weise stattfindet, tritt bei dieser form noch die entwicklung von hakensporangien hinzu.

Inmitten einer reihe gelegene, ältere zellen des thallus treiben ausstülpungen nach oben, die sich nach einigen querteilungen zu einem 2—6 zellen zählenden, senkrecht vom substrat abstehenden zellfaden entwickeln. fig. 2. III. Die endzelle verlängert sich stark, krümmt sich mehr oder weniger hakenförmig ein und schnürt schliesslich als halszelle ein einzelliges köpfchen ab, die sporenmutterzelle des hakensporangiums. Die wand dieser kopfzelle verdickt sich ein wenig, an der zur seite gekrümmten spitze bildet sich durch locales verquellen der äussersten membranpartieen eine kleine öffnung, die nur noch durch eine innere membranschichte geschlossen bleibt, und die scheidewand gegen die halszelle erhält die bereits für *Trentepohlia abietina* und *Trentepohlia bisporangiata* beschriebene doppelt ringförmige wandverdickung. Die in der kopfzelle des hakensporangium gebildeten schwärmer sind von den früher geschilderten der kugelsporangien in nichts verschieden, es ist mir nicht gelungen, irgend welche merkmale zur unterscheidung aufzufinden. Die keimung der zur ruhe gelangten schwärmer beider sporangienformen konnte immer nur bis zur abrundung verfolgt werden, später gingen die keimlinge stets zu

grunde. Kopulation zwischen gleichnamigen oder verschiedenen schwärmern wurde niemals beobachtet. Keimpflanzen findet man draussen sehr reichlich; ich nehme an, dass aus beiderlei schwärmern gleichartige entstehen.

Der rand der zunächst runden keimlinge zeigt an vielen stellen zugleich einbuchtungen (fig. 3. 4. III) und nimmt ein kreuzförmiges oder gelapptes aussehen an. An diese stetig weiter einschneidenden buchtungen setzen dann wirkliche zellwände an. Mit zunehmender grösse des umfanges vermehren sich die einbuchtungen entsprechend, die schon vorhandenen dringen weiter nach innen vor. Das ganze bewahrt meist noch ein recht regelmässiges aussehen. Bald aber gehen die centralen zellen zu grunde oder verlieren doch ihren platz in der mitte. Es deutet dieses auseinanderücken auf eine mit dem wachstum verbundene, geringe fortbewegung auf dem substrate hin, auch giebt es noch weitere anhaltspunkte für das vorhandensein einer solchen wirklichen bewegung. Auf der oberseite wie unterseite der zellflächen nämlich treten kleine faltungen der membran auf, quer über die einzelnen radialreihen hin von einer längswand der zelle zur andern und mit leichter convexer krümmung gegen den mittelpunkt der ganzen zellfläche. Es lässt sich dieses dadurch erklären, dass bei fortschreitendem wachstume die radialen längswände jeder zelle auf dem substrate fortgeschoben, gleitend bewegt werden, während der ausgebauchteste teil der unteren flächenwand dem substrate fest aufliegt und der bewegung grösseren widerstand bietet. Diese schrumpelung der membran vermehrt nicht unwesentlich die schwierigkeiten, den zellinhalt deutlich zu erkennen. Das stark lichtbrechende, weil in tropfenform gelagerte, rothe hämatochrom zeigt alle die reactionen, die wir bei demjenigen der *Trentepohlia* arten kennen lernten, also schwärzung mit Jod, dunkelblau-färbung mit  $H_2SO_4$  und bräunung mit osmiumsäure; löslichkeit in äther und chloroform, schwieriger in abs. alcohol. Stärke fehlt hier ebenso vollkommen wie bei *Trentepohlia*. Die Chlorophyllkörper sind plattenförmig über die ganze zelle verbreitet, zum grossen teil werden sie vom häma-

tochrom verdeckt. Es dürfte zunächst meist nur ein einzelnes chromatophor vorhanden sein, das sich dann durch teilung vermehrt. Die teilung wird eingeleitet durch die bildung von runden löchern in der chlorophyllplatte, die dann weiter einreissen. cf. fig. 5 III. Von pyrenoiden vermochte ich nichts wahrzunehmen. Endlich ist noch ein nicht regelmässig nachweisbarer bestandteil zu erwähnen, nämlich ein farbloses öl, das in tropfen von ziemlicher grösse auftritt, es färbt sich mit osmiumsäure dunkelbraun, wird von alkohol und Kalilauge gelöst. Diese tropfen liegen besonders oft gerade unter einem der runden löcher des chromatophor und es ruft dann die farblose stelle mit dem ring herum täuschend das bild eines pyrenoides mit amylumring hervor.

Der nachweis von zellkernen ist in der erwachsenen zelle äusserst schwierig, da das hämatochrom nicht leicht zu entfernen oder zu entfärben ist, ohne auch den übrigen inhalt ganz zu zerstören. In jüngeren keimpflanzen habe ich dagegen den nachweis auf verschiedene weise versucht, insbesondere schien sich die picrinsäure-nigrosinfärbung <sup>1)</sup> zu eignen. Es liessen sich dann meist 2—3 zellkerne in einem keimling nachweisen als recht kleine, schwach lichtbrechende körperchen; doch meinte ich oft auch 5—6 kerne zu sehen.

Die grösse der einzelnen zellen ist äusserst variabel je nach dem alter des pflänzchens, der jahreszeit und der stelle im thallus selbst. Bei älteren exemplaren fand ich die zellbreite zwischen 5—10  $\mu$ ., die länge von 10—25  $\mu$ . schwanken. In der regenperiode findet man grössere zellen mit dünneren wänden als in der trockenen zeit.

#### *Phycopeltis maritima*. nov. spec.

Auf den blättern einer grossen anzahl von tropischen strandgewächsen findet sich ausserordentlich häufig ein roth-brauner anflug, der die ganze oberseite gleichmässig überzieht, oder auch auf kleinere stellen beschränkt bleibt. Dieser rothbraune überzug ist einer kleinen, mit zahllosen exemplaren das blatt

1) Cf. Strassburger. botan. practikum.

bedeckenden alge zuzuschreiben. Besonders oft sah ich die blätter von *Calophyllum Inophyllum* und *Heritiera littoralis* damit geröthet; im Buitenzorger garten fand sich die alge nur auf den blättern der ebenfalls zur strandvegetation zählenden *Climacandra obovata* und in der nächsten nähe dieses straches. Durch den dem substrat glatt aufliegenden, einschichtigen thallus mit seinen radial ausstrahlenden zellreihen, durch das vorhandensein des rothbraunen hämatochroms, wie durch die gleich zu erwähnende sporangienbildung, erweist sich die alge als eine *Phycopeltis*-art, der ich ihres standortes halber den namen *maritima* beilegte.

Die einzelnen pflänzchen erreichen nur bis 1 mm durchmesser, der verband der radialen reihen unter einander ist lockerer als bei *Phycopeltis Treubii*, die gesamtumrissform des thallus bleibt regelmässiger kreisförmig. Die vegetativen zellen wechseln zwar ausserordentlich in ihren dimensionen, sind aber kürzer und breiter als bei der vorigen species, in jungen individuen 3—6  $\mu$  breit und 8—15  $\mu$  lang, in älteren 13  $\mu$  breit, 18  $\mu$  lang. Den hauptunterschied gegen die vorige gattung bilden aber die sporangien. Einmal kann eine jede zelle des thallus schwärmer ausbilden bei genügendem alter; sie werden dann ebenfalls durch ein rundes loch auf der oberseite entleert. Es entspricht dies also den kugelsporangien von *Phycopeltis Treubii*, die dort freilich meist aus endzellen hervorgingen. Somit nähert sich *Phycopeltis maritime* mehr der species epiphyton, deren sämmtliche zellen wir ja ebenfalls unterschiedslos zur sporenbildung befähigt sahen. Ferner aber bildet *Phycopeltis maritime* auch hakensporangien aus. Sie gehen hier lediglich aus endzellen der reihen hervor. Die betreffende endzelle erhebt sich ein wenig über das substrat, ohne sich jedoch rechtwinklig von demselben abzuwenden, fig. 9. III sie bildet dann eine längere, meist sehr wenig gekrümmte, und also von den gewöhnlichen thalluszellen nur in geringem maasse abweichende halszelle, welche mehr oder weniger farblos bleibt und durch eine in der bekannten weise doppelt getüpfelte wand ein rundes köpfchen abschnürt. In diesem köpfchen, welches seine



wandungen verdickt, entstehen dann die schwärmer, die wiederum durch eine verquellende papille ihren ausweg finden. Die schwärmer besitzen 2 cilien, sie haben die eigenthümlichkeit, sich gleich nachdem sie zur ruhe gelangt sind, kreuzförmig einzuschnüren. Weitere entwicklung wurde nicht continuirlich beobachtet, sie geht, wie zahlreiche gefundene keimlinge beweisen, ebenso vor sich wie bei der vorigen species. Die schwärmer der kugelsporangien wurden hier nicht beobachtet; sie dürften keine wesentlichen differenzen aufweisen. Der zellinhalt verhält sich ganz wie bei *Phycopeltis Treubii*. Zellkerne waren wiederum in mehrzahl in den keimlingen als sehr kleine bei anwendung von Essigsäure-Methylgrün schärfer hervortretende körperchen zu erkennen.

### *Phycopeltis aurea* nov. spec.

Diese dritte in die nächste verwandschaft gehörige form zeichnet sich schon makroskopisch durch die intensiv goldgelbe farbe aus. Die alge fand sich als leichter bezug auf der blattoberseite von *Connarus oblongus* im Buitenzorger garten. Die mehr oder weniger kreisförmigen räschen waren ungefähr von 1 mm durchmesser, doch sah ich sie auch bis 4 mm gross. Die anordnung des thallus ist ganz wie bei den anderen formen. fig. 6. III. Die zellbreite beträgt 2,5—4  $\mu$ , die länge 7—15  $\mu$ . Die kugelsporangien fig. 7. III gehen hier lediglich aus endzellen der reihen hervor, sie sind mehr von ovaler-länglicher form. Die hakensporangien entstehen genau wie bei *Phycopeltis Treubii* durch ausstülpungen vegetativer zellen nach oben. Doch ist der stiel hier auf die halszelle allein beschränkt; dieselbe ist stark gekrümmt, das sporangiumköpfchen ist mit der üblichen doppelt getüpfelten wand aufgesetzt und trägt an seinem scheitel die öffnungspapille. fig. 8. III. Die schwärmer beider sporangienformen sind gleichgestaltet, sie besitzen 2 cilien. Die keimlinge zeigen ein besonders regelmässiges wachstum. Das chlorophyll dieser form ist gänzlich vom goldgelben hämatochrom verdeckt.



*Chroolepus amboinensis*. nov. spec.

Schon in den ersten tagen meines aufenthaltes auf dem unvergleichlich schönen eilande Amboina fiel mir eine epiphyllie alge auf, die mein ganzes interesse in anspruch nahm.

Auf den grossen blättern von *Garcinia mangostana* fand sich zwischen den glatten kreis'chen der *Phycopeltis Treubii* hin und wieder ein kleineres goldgelbes räs'chen von rauhem oder behaartem aussehen; diese mochten bis 2 mm höchstens im durchmesser zeigen. Bei schwacher vergrösserung sah man hier ein gewirre *Trentepohlia* artiger, verzweigter fäden mit zahlreichen kleinen seitlichen auswüchsen. Die fäden liessen sich rückwärts verfolgen bis zu einer *Phycopeltis* ähnlichen scheibe, aus der sie hervorgingen, fig. 1. IV. Die farbe war bedingt durch goldgelbes hämatochrom, das die bekannten reactionen zeigte. Für diese alge, welche, schon der äusseren form nach zu urtheilen, die charaktere der gattungen *Trentepohlia* und *Phycopeltis* in sich vereinigt, mag der frei gewordene alte Agardh'sche name *Chroolepus* gewählt werden.

Die zellfläche besteht aus einschichtiger lage, dichotom verzweigter reihen, von mehr oder weniger regelmässig radial ausstrahlender anordnung, sie liegt der cuticula glatt auf. fig. 5. IV. Der äussere umriss ist vielfach gelappt, ausgerandet und unregelmässig geformt. Ältere zellen dieser zellfläche treiben, nachdem die ihnen mögliche verzweigung in der betreffenden fläche längst erledigt ist, häufig noch ausstülpungen nach oben, welche sich zu zellfäden von überall gleicher stärke verlängern. Diese fäden besitzen unbegrenztes spitzenwachstum und wirkliche verzweigungen. Die verzweigung kann dichotom sein, (fig. 5.) sie kann auch, wie es bei *Trentepohlia* arten oft der fall ist, rechtwinkelig ansetzen. Die zellfäden selbst stehen mehr oder weniger senkrecht vom flächenförmigen mutterthallus in die höhe, und bilden durch ihre vielfach sich verschlingenden äste ein dichtes netz über demselben. Wie bei den meisten *Trentepohlia* arten zeigen die querwände dieser fäden eine ausgesprochene tüpfelung fig. 4. 6. IV. und bei genauer beobachtung

der zellfläche bemerkt man, dass auch die flächenzellen hier je einen grossen tüpfel in ihren querwänden besitzen. fig. 3. IV.

Mitten im verlaufe des fadens gelegene zellen schwellen kugelig an, (fig. 4) bilden eine anzahl schwärmer aus, die sie dann durch eine an beliebiger stelle gebildete, papillenförmig vorgetretene öffnung entlassen; die nächstfolgende zelle des fadens pflegt dann ebenfalls zum sporangium zu werden und so fort. Ebenso bilden auch flächenzellen, insbesondere an den einbuchtungen des thallus liegende randzellen, sich zu sporangien um, die dann die bekannte runde öffnung auf ihrer oberseite tragen; auch hier folgen meist die nächsten zellen des verbandes nach. fig. 2. Die schwärmer dieser species habe ich leider nicht gesehen, da mir keine reifen sporangien in die hände kamen; doch ist wohl kaum zu bezweifeln, dass beide sporangien gleichgestaltete, mit 2 cilien versehene schwärmer entsenden werden. Die jüngsten keimungsstadien, die ich sah, waren noch ohne alle anzeichen einer vorbereitung zur teilung, einfache runde scheiben, die eine ganz ungeordnete mischung von chlorophyll und hämatochrom zeigten. Die anzeichen erster teilung gehen von der mitte aus und bestehen in strahlenförmiger furchung, die insbesondere durch gleiche gruppierung des farbstoffes kenntlich wird, (fig. 7 IV) während am älteren thallus die neu eingeschobenen radialwände vom rande her gleichsam einstrahlen.

An den zellfäden des thallus fanden sich ferner seitliche kugelförmige auswüchse. Diese werden durch eine etwas linsenförmig gebogene wand von der vegetativen zelle abgetrennt und bilden bald, ohne ihre masse wesentlich zu vergrössern, sehr stark verdickte zellwände mit concentrischer schichtung. (fig. 5, 6. IV) Niemals habe ich dieselben entleert oder mit irgendwelchen anzeichen beginnender thätigkeit angetroffen; ich muss es dahingestellt sein lassen, ob diese gebilde etwa dauerzellen darstellen, oder ob es sich um überreste einer früher seitlichen sporangienbildung handelt, die durch die fadenständigen kugelsporangien verdrängt worden ist.

Der zellinhalt zeigt in faden- und flächen-zellen gleichmässig

das hämatochrom und chlorophyll in plattenförmigen chromatophoren, welche dann einreissen und kleinere bandförmige bis ovale oder runde chlorophyllkörper ergeben.

### *Mycoïdea parasitica* Cunningham.

Die unter diesem namen von Cunningham beschriebene alge ist auf Java, wie in ganz Niederländisch Indien, auch in Singapore und Ceylon ausserordentlich häufig. Im Buitenzorger garten habe ich nur wenige bäume und büsche bemerkt, die niemals eine spur einer mycoïdea zeigten, es waren dies insbesondere einige der giftigen Apocynen. Die rothen flecke fig. 3. VI auf den blättern tropischer pflanzen gehören der art zu dem gewöhnlichen, dass ein etwaiges gänzliches fehlen auffallen würde, gleich als vermisste man einen üblichen bestandteil des blattes. So hat sich auch die mimicry schon des gegenstandes bemächtigt; die grossen blattähnlichen Heuschrecken der gattung Phylloptera, wie die merkwürdigen wandelnden blätter des genus Phyllium (Phasmodeae) suchen mit einem oder mehreren Mycoïdea ähnlichen flecken ihre blattnatur allen feinden oder opfern noch besonders glaubhaft erscheinen zu lassen.

Bei genauerer betrachtung und vergleichung zeigt sich aber diese Mycoïdea eigentlich auf jeder wirthspflanze in verschiedener gestalt, es ist ein wahrer Proteus, der uns darin entgegentritt. Obschon die wirkliche begrenzung der species erst dann mit sicherheit wird angegeben werden können, wenn man durch sporenaussaaten auf den verschiedenen substraten die veränderungsfähigkeit wird kennen gelernt haben, so glaube ich doch schon jetzt mit recht einige constant abweichende formen dieses kreises abtrennen zu dürfen. Bevor aber deren beschreibung in angriff genommen wird, mag der von *Mycoïdea parasitica* Cunngh. verbleibende rest ein wenig näher beleuchtet werden.

Es ist von Hariot <sup>1)</sup> in der schon genannten „Note sur le genre Cephaleuros“ der nachweis geführt, dass für die Mycoi-

1) lc. pg. 274.

dea ähnlichen bildungen bereits 1827 das genus *Cephaleuros* von Kunze aufgestellt und dass demnach der name *Mycoidea* zu streichen ist. Die Kunzeschen pflanzen stammten von Surinam und es ist wohl mehr wie zweifelhaft, ob seine und die Cunninghamsche von Calcutta kommende alge gerade identisch sind, jedenfalls wäre dann die bezeichnung *virescens* recht wenig glücklich gewählt; an altem herbar material wie es Hariot zu gebote stand, ist die frage gewiss nicht zu entscheiden. Ich werde demnach für die bezeichnung *Mycoidea parasitica* Cunningh von jetzt ab den namen *Cephaleuros Mycoidea* benutzen.

Die hauptunterschiede dieser *Cephaleuros* gruppe gegen die früher behandelten formen sind:

Mehrschichtigkeit des thallus, bedingt durch unregelmässige aussackungen der unterseite der flächenzellen. Diese auswüchse, die mit Ward als „rhizoiden“ bezeichnet sein mögen, schmiegen sich auf das engste ans substrat an und heften den thallus darauf fest.

Die behaarung („barren hairs“ Ward) bildet eine weitere differenz und die grossen hakensporangien, deren basalzelle, wie bei *Trentepohlia bisporangiata*, eine grosse zahl von halszellen mit je einem sporangiumköpfchen trägt, („fertil hairs“ Ward) sind das zunächst in die augen fallende unterscheidungsmerkmal der gattung *Phycopeltis* gegenüber.

Betreffs der ganzen entwicklungsgeschichte der *Cephaleuros Mycoidea* kann ich hier auf die angaben Wards <sup>1)</sup> verweisen. Nur in wenigen punkten vermag ich ihm nicht zuzustimmen. So sind die einfachen haare (barren hairs) des thallus ebenso wohl endigungen je einer zellreihe, wie es dort richtig für die hakensporangien (fertil hairs) angegeben wird. Wenn sie später inmitten des thallus stehen, fig. 1. V., so ist eben der thallus unter ihnen fortgewachsen, doch entstehen sie am rande durch wachstumsänderung einer ganzen zellreihe. —

1) l. c. pg. 89. ff. Die jüngst von Wille (nat. pflanzenfam. Engler und Prantl. I. 2. pg. 105.) geäusserte ansicht, dass die »fertil hairs“ nicht zur *Mycoidea* gehören sondern einer frei damit zusammenwachsenden *Trentepohlia* zuzuschreiben seien, bedarf schon nach Wards angaben und abbildungen gar keiner widerlegung mehr.



Die über den entleerten kugelsporangien stets sichtbare unregelmässige zerreissung einer cuticularisirten celluloseschicht, (fig. 1. V) bildet einen unterschied gegen eine gleich zu erwähnende art. Auch ich muss dafür halten, dass diese cuticula von der alge gebildet wird, doch geht sie ganz unmerklich in die blattcuticula über. Dies setzt eine äusserst innige verschmelzung der alge mit der oberfläche des wirthsblattes voraus. Auch mag erwähnt sein, dass die algenbesetzten stellen des wirthsblattes hier immer mehr oder minder geschädigt, oft ganz geschwärzt werden, während bei der, einer solchen quasi gemeinsamen cuticula entbehrenden, gleich zu erwähnenden anderen Cephaleuros form niemals eine schädigung des wirthes zu bemerken ist. — Endlich mag noch ein häufiges vorkommniss erwähnt sein, dessen von Ward nicht gedacht ist. Sehr oft fand ich am rande des thallus an einzelnen vorstehenden zellen kleine kügelchen in ein oder mehrzahl sitzen, fig. 1. V. Diese zeigten bisweilen papillenförmige auswüchse, deren spitze verquollen war, und es wurde bei wasserzusatz eine geringe anzahl schwärmer daraus entleert. Diese schwärmer gleichen vollkommen denen aus den anderen 2 sporangienformen, sie tummelten sich häufig mit diesen gleichzeitig im gesichtsfelde umher, doch konnte niemals etwas aussergewöhnliches an ihnen bemerkt werden.

Die vorhin erwähnte verschiedenheit im aussehen dieser formengruppe ist nun zweifacher art. Einmal besitzt dasselbe individuum in verschiedenen altersstufen einen voellig anderen habitus und zweitens haben mikroskopisch nicht zu unterscheidende individuen von verschiedenen Wirthspflanzen ein makroskopisch ganz differentes aussehen. Die junge alge tritt als unbehaarte, auf dem substrat ausgebreitete zellfläche auf, sie heftet sich mit rhizoiden fest, und die entwicklung der in der thallusfläche liegenden kugelsporangien ist der nächste schritt. Die erst darauf einsetzende, reichliche haarbildung, verändert mit einem male das aussehen vollkommen und daran erst schliesst sich, als letztes stadium, die ausbildung der weit über die zellfläche emporragenden hakensporangien. Diese hier etwas



schematisch dargestellte reihenfolge ändert natürlich nach den jahreszeiten, so lässt sich in der regenperiode eine üppigere entwicklung im allgemeinen und reichlichste hakensporangienbildung besonders wahrnehmen.

Schwieriger ist es, die 2<sup>te</sup> frage nach dem einflusse des verschiedenen substrates auf die alge zu entscheiden. Im allgemeinen findet man die *Cephaleuros Mycoidea* auf den typisch lederigen blättern (*folia coriacea*) wie *Urostigma Rumphii*, *Gnetumarten*, *Bowenia spectabilis*, *Strychnos nux vomica* etc. dichter behaart, als z. b. auf den selber nicht ganz unbehaarten blättern der *Uvaria*- und *Unona*-arten. Doch trifft dies nicht immer zu, denn auf den doch gewiss ganz glatten blattoberflächen von *Chrysophyllum* — wenn ich nicht irre *aureum* — fand ich stets nur sehr spärliche haarbildung. Ebenso variiert die umrissform von fast runden, dick auf der blattoberfläche aufliegenden scheiben, z. b. bei *Chrysophyllum*, *Gnetum*, bis zu ganz dünnen und auf das mannigfaltigste zerschlitzten formen, z. b. auf blättern und unreifen früchten von *Canarium commune*, *Myristica* arten etc. Auch ist die form der einzelnen zellen, insbesondere der kugelsporangien, sehr variabel, soweit es sich um das verhältniss der breite zur länge handelt. Doch vermag ich nicht, genaueres darüber anzugeben.

### *Cephaleuros laevis*. nov. spec.

Diese alge bildet im Buitenzorger garten auf der blattoberseite von *Phrynium pubiger* intensiv orangerothe flecke von rundlicher-unregelmässiger form, die  $\frac{1}{2}$  cm. durchmesser erreichen. Die einzelnen exemplare sitzen so dicht neben einander, dass sie fast das ganze blatt verdecken. Der aus dichotom verzweigten zellreihen bestehende thallus liegt ohne rhizoiden der cuticula glatt auf, er bleibt einschichtig und hat, da die haare dem substrate anliegen und hakensporangien nur sehr selten gebildet werden, ein meist glattes aussehen, worauf sich der name bezieht.

In der cuticula der blattoberseite des besagten *Phrynium*

finden sich kreisrunde vertiefungen ziemlich regelmässig verteilt; rings im umkreise ist die cuticula ein wenig verdickt. In diesen einsenkungen nun, deren bedeutung für die pflanze ich hier nicht näher untersuchen will, findet man zur ruhe gelangte schwärmer unserer alge in allen keimungsstadien an; sie scheinen sonst nirgends auf dem blatte halt und schutz zu finden. Es wächst diese species nicht, wie es früher für *Phycopeltis* arten beschrieben wurde, und wie Ward es für *Cephaleuros Mycoidea* angiebt, zu einer kreisförmigen zellfläche sogleich aus, sondern es bildet sich zunächst ein zellfaden, der aus dem loche heraus wächst. Erst nach erreichung der glatten cuticula beginnt die dichotome verzweigung fig. 8. IV. Die regelmässigkeit des aufbaues erleidet störungen dadurch, dass einzelne der zellreihen in zwei-dreizellige haarbildungen endigen. Diese haare besitzen verdickte zellwände, erreichen verschiedene länge und richten sich nur sehr wenig empor. Die so entstandene lücke im verbande der zellfläche wird von den seiten her ausgefüllt und es gelangen die ursprünglich randständigen haare alsbald in die mitte des thallus.

Die endzellen der reihen bilden sich häufig zu grossen, im thallus liegenden kugelsporangien um. Sie stellen ihre teilungen ein, füllen sich dicht mit protoplasma und hämatochrom an und schwellen zu einem grossen, ovalen körper auf, der die vegetativen zellen wohl 2—3 mal an grösse übertrifft. Sie ragen auch nach oben etwas vor, fig. 9. IV und bilden schliesslich an der spitze eine runde öffnung, die zunächst mit schleim verschlossen bleibt, um endlich die fertig entwickelten schwärmer zu entlassen. Eine darüber befindliche cuticularisirte celluloseschicht, wie sie bei *Cephaleuros Mycoidea* gefunden wurde, existirt hier nicht. Die sporangien verdicken rings ihre zellwände sehr stark und lassen nur auf der querwand gegen ihre nächstältere reihen-zelle eine unverdickte stelle als tüpfelung erkennen; fig. 10. III. Die vegetativen zellen haben stets ungetüpfelte querwände. Durch diese getüpfelte stelle bricht oft die durch entleerung des kugelsporangium ans ende der betreffenden zellreihe gerückte nächste zelle durch, füllt die leeren wände des

sporangium neu aus, um wieder mit schwärmerbildung zu enden. fig. 10. III. Die schwärmer treten nach erfolgter plötzlicher öffnung des sporangium in länglicher form dicht hinter einander aus; sie besitzen 2 cilien und runden sich alsbald ab. Die keimung selbst habe ich nicht gesehen, da aber die andere form der sporangien recht selten auftritt, dürften die vorher beschriebenen sehr häufigen keimlinge diesen kugelsporangien entstammen.

Die hakensporangien sind zwar bei dieser species nicht so häufig wie bei den anderen formen, da aber die entwicklung bei allen species im wesentlichen die gleiche ist, so mag sie schon hier erwähnt sein. Die betreffende zellreihe, welche zur bildung eines hakensporangium schreitet lässt die endzelle stärker anschwellen, füllt sie mit protoplasma und farbstoff und verlässt mit ihr die bisherige wachstumsrichtung dem substrate entlang, um sich senkrecht in die höhe zu richten. fig. 12. IV. Die mächtigkeit der zellen wird ein wenig grösser, insbesondere wird die zellwand der untersten zellen des sich erhebenden stieles bedeutend verstärkt. (cf. Ward lc.) So entsteht eine reihe von 4—6 zellen, schliesslich schwillt die endzelle langsam kugelig an und füllt sich mit dichtestem protoplasma. Bald sieht man dann eine etwas seitliche ausstülpung hervortreten, der schnell 1-viele folgen. Die frühere spitze scheint meist intact in der mitte der rings hervorbrechenden auswüchse zu bleiben. Jeder einzelne dieser letzteren füllt sich stark mit protoplasma und trennt sich bald durch eine querwand von der „basalzelle“ ab. Das auftreten der wand ist ein ringförmig nach innen fortschreitendes. Jeder der so abgetrennten auswüchse verlängert sich noch ein wenig, krümmt sich mehr oder minder hakenförmig ein und schnürt mittels einer cellulosewand, der sich später die 2 concentrischen verdickungsringe aufsetzen, eine ovale „kopfzelle“ ab, fig. 11. IV. die zur sporenmuttèrzelle wird. Nach abtrennung der kopfzelle wird in der dann farblosen hakenförmigen „halszelle“ ein zellkern deutlich sichtbar. An der aufwärts oder der abwärts gerichteten, von der ansatzstelle abgekehrten oder unmittelbar unter ihr befindlichen spitze

der köpfchenzelle, bildet sich die kleine papille, welche durch verquellung der äusseren membranpartieen die öffnung des sporangium vorbereitet.

Die dimensionen dieser stielzellen, basalzellen, hals-oder hakenzellen und sporangien-köpfchen sind bei den einzelnen arten verschieden, die entwicklung selbst aber wiederholt sich überall. Die in den hakensporangien entwickelten schwärmer haben 2 cilien, ihre keimung wurde von Ward für die ihm vorliegende art beobachtet. Constante unterscheidungsmerkmale zwischen diesen schwärmern und denjenigen der kugelsporangien aufzufinden ist mir niemals gelungen.

Die vegetativen zellen des flächenthallus von *Cephaleuros laevis* hatten durchschnittlich eine breite von  $9\ \mu$ , eine länge von  $14\ \mu$ . Die kugelsporangien dagegen waren zu einer grösse von  $22-26\ \mu$  angeschwollen. Die stielzellen der hakensporangien erreichten bei einer breite von  $12\ \mu$  die ungewöhnliche länge von  $45-50\ \mu$ . Alle zellen sind auf das dichteste mit intensiv orangerothem hämatochrom gefüllt, auch die sonst meist inhaltsarmen haare und sogar die halszellen der hakensporangien.

### *Cephaleuros solutus*. nov. spec.

Auf den rauen blättern einer als „vitis spec. Beccari. Sumatra“ bezeichneten pflanze des schlinggewächs-quartiers im Buitenzorger garten fand sich eine alge, deren ganze gestaltung ihre erwähnung hier wohl rechtfertigen wird. Sie war nur dort vorhanden und dürfte mit der pflanze selbst eingewandert sein. Die makroskopisch gut erkennbaren flecke liessen bei einiger vergrösserung eine masse ganz unregelmässig verzweigter, dem substrat anliegender zellfäden erkennen, die bald zu kleineren, bald grösseren zellflächen sich verbreitern, wieder fadenförmig weiterwachsen und zahlreiche grosse hakensporangien emporsenden. fig. 10. IV. Die farbe des hämatochroms ist ein dunkles rothgelb. Die zellflächen sind mehr oder weniger monopodial bis dichotom verzweigt, die äussersten äste oft unregelmässig haarförmig ausgefranst. Die fäden schliessen mit grossen kuge-



ligen-ovalen sporangien ab, welche mit 2 cilien besetzte schwärmer entwickeln. Die hakensporangien folgen in entwicklung und gestalt ganz dem vorerwähnten gange, sie sind von besonderer grösse. Erwähnt sei die eigenartige form hier nur wegen der sich so oft wiederholenden übergänge vom zellfaden zur zellfläche, rhizoiden fehlen gänzlich.

Die dimensionen der vegetativen zellen sind  $7\ \mu$  breite bei  $38\ \mu$  länge! die kugelsporangien  $28\ \mu$  breite bei  $38\ \mu$  länge; die stielzellen der hakensporangien endlich  $16\ \mu$  breite zu  $60\ \mu$  länge!

*Cephaleuros albidus*. nov. spec.

Diese alge fand sich in gestalt bis circa  $\frac{1}{2}$  cm. grosser, unregelmässiger flecken von weisslichem aussehen auf den schönen blättern von *Neesia altissima* im Buitenzorger garten. Die weissliche farbe ist durch zahlreiche, grosse, farblose haare bedingt, welche das orangerothe hämatochrom der zellfläche überdecken. Der aufbau der alge aus einer zellfläche, abstehenden haaren und langgestielten hakensporangien bietet nichts von *Cephaleuros Mycoidea* abweichendes; der thallus ist meist mehrschichtig, auch ist rhizoidbildung vorhanden. Die form der flächenzellen ist lang und schmal, ich fand durchschnittlich  $9\ \mu$  breite und  $36\ \mu$  länge. Die in der fläche liegenden kugelsporangien zeigten circa  $14\ \mu$  breite und bis  $45\ \mu$  länge. Die stielzellen der hakensporangien zeichnen sich, wie bei allen arten dieses formkreises durch starke zellwände und besondere zellgrösse aus,  $16\ \mu$  breite und  $45\ \mu$  länge. Als besondere eigenthümlichkeit dieser form ist zu erwähnen, dass sich aus ihren randzellen hin und wieder ein einköpfiges hakensporangium entwickelt, (fig. 2. V) welches nur aus farbloser halszelle und der sporenmutterzelle besteht. Die schwärmer besitzen 2 cilien und sind von den in anders geformten sporangien gebildeten nur in der geringeren anzahl ihrer schwesterzellen verschieden.

Wurde nun diese form in objectträger-kultur genommen, wie sie früher beschrieben ist, so löste sich die zellfläche in lauter einzeln weiter wachsende fäden auf, die auf das üppigste vegetirten, sich über und durch einander schlangen und



von chlorophyll strotzten, während das hämatochrom bis auf kleine reste verschwand. Diese zellfäden zeigten nun die eigen thümlichkeit sehr oft plötzlich auf das doppelte ihres bisherigen durchmessers anzuschwellen, (fig. 3<sup>a</sup>. V) ganz ähnlich wie bei der normalen pflanze die stielzellen der hakensporangien fast den doppelten durchmesser gewöhnlicher flächenzellen besaßen. Der zellfaden behielt dann diese grösse, um schliesslich in einem kugelsporangium zu enden. fig. 3<sup>b</sup>. V. Die ausbildung zahlreicher schwärmer in demselben, die anlage einer aussen verquel lenden papille, durch welche sich endlich die schwärmer ihren weg ins freie bahnen, die form der mit 2 cilien versehenen schwärmer selbst, — dies alles bot gegen früher schon beschrie bene fälle nichts neues, keimungen wurden nicht beobachtet.

### *Cephaleuros parasiticus. nov. spec.*

Eine gruppe von *Calathea metallica* im Buitenzorger garten zeigte durchweg derartig gefleckte blätter wie fig. 1. VI diesel ben darstellt. Die flecken werden von einer tief ins blattgewebe eindringenden *Cephaleuros* art verursacht. Die blätter verschie dener Pandanusarten des gartens sind ebenfalls von einer, be sondern auf der blattunterseite auffallenden, intensiv orange gelben alge befallen, die zwar in ihrem habitus (fig. 2. VI) weit von derjenigen auf *Calathea* abweicht, aber in ihrer le bensweise, ihrem zellaufbau, in farbe und dimensionen so völ lig übereinstimmt, dass ich beide formen für identisch halten muss.

Die keimung der alge ist auf den blättern von *Calathea me tallica* beobachtet worden. Die oberseite dieser blätter besitzt keine spaltöffnungen mit ausnahme der starken mittelrippe. Bei jedem regen wird die mittelrippe des wenig geneigten blattes die fahrstrasse aller darauf befindlichen fremden körper sein. Sind z. b. köpfchen eines hakensporangium darauf, so öffnen sie sich bei der benetzung. Die freigewordenen schwär mer gelangen alsbald auf die mittelrippe und der eine oder andere findet gelegenheit in eine spaltöffnung einzudringen. In

der athemhöhle bleibt der schwärmer liegen und keimt hier zu einem zellfaden aus. fig. 5. V. Eine schwärzung aller umliegenden zellen deutet alsbald den verheerenden einfluss des keimlings an, hindert aber auch eine weitere beobachtung. — Mit ausnahme der mittelrippe muss die alge von der unterseite her in's blatt eindringen. Es geschieht dies schon in den ganz jungen blättern, die noch zusammengerollt, hoch aufgerichtet stehen und ihre unterseite nach aussen kehren. Die alge durchsetzt das ganze blatt-gewebe von unten nach der oberfläche hin, bildet aber in der regel nur auf der unterseite die ins freie ragenden hakensporangien aus.

Etwas günstiger für die beobachtung sind die verhältnisse bei den Pandanus-blättern. Pandanus australis z. e. hat auf der cuticula der blattunterseite zahllose warzenförmige erhöhungen, und eine jede spaltöffnung liegt etwas eingesenkt, rings von einem kranze derselben umgeben. Die keimung habe ich hier nicht beobachten können, doch glaube ich, dass die schwärmer in der kleinen einsenkung zur ruhe kommen und erst bei der keimung durch die spaltöffnung ins blatt eindringen. Die hauptsächliche verbreitung des thallus findet dann direct unter der epidermis statt. Die ganze lage der epidermiszellen wird abgehoben fig. 6. V, die zellen derselben getödtet und von algenzellen ausgefüllt. So liegt schliesslich eine dicke lage von parenchymatischem gewebe des parasiten über dem mesophyll von der cuticula des wirthsblattes bedeckt. Ins mesophyll hinein werden zahlreiche aeste gesandt, die sich darin verzweigen und das ganze blattgewebe zum absterben bringen. Die dünnen Calathea-blätter werden von einer seite zur andern vom parasiten quer durchsetzt, das ganze blatt an der stelle geschwärzt und getödtet. Auch sogar die sehr dicken Pandanus-blätter sind oft von unten bis zur oberfläche mit den verzweigungen der alge durchwachsen.

An einzelnen stellen durchbricht endlich die alge ihre wirths-cuticula fig. 6. V. und sendet ganze büschel von grossen hakensporangien mit langen stielen in die luft. Die entwicklung und gestalt der hakensporangien bietet nichts neues. Die stiel-

zellen sind  $12\ \mu$  breit und  $50\text{--}60\ \mu$  lang. Die schwärmer besitzen 2 cilien, ihre keimung ist eben beschrieben. Ausserdem bilden sich auch im thallus selbst ganze zellnester zu kugelsporangien um. Sie sprengen die wirthscuticula ebenfalls und entlassen ihre schwärmer aus halsförmig vorgestreckten, langen papillen. Differenzen beider schwärmerformen sind nicht vorhanden.

*Cephaleuros minimus*. nov. spec.

Winzige, weissliche pünktchen auf der blatt-unterseite von *Zizyphus Iujuba* im Buitenzorger garten erwiesen sich bei näherer prüfung als rätschen einer interessanten *Cephaleuros* form. Von einer eng umschriebenen stelle aus das blattparenchym nach allen richtungen durchwuchernd, bringt die alge das betreffende blattgewebe zum absterben und nimmt mit ihren überall eindringenden verzweigungen die stelle in besitz. fig. 7. V. Es zeigte sich, dass die alge von gewissen vertiefungen ausgeht, welche in der blattunterseite sich vorfinden. fig. 8. V. Die ersten keimungsstadien aufzufinden gelang mir nicht, man sieht schon immer die vertiefungen mit einem ganzen complexe parenchymatischen algen-gewebes ausgefüllt. Das eindringen ins blatt geschieht vermuthlich dadurch, dass die ganzen epidermis-zellen der stelle zum absterben gebracht werden. Mit einer papille nach aussen vorragende kugelsporangien bilden sich meist nestförmig zusammen, und es kann wohl eine jede oberflächlich gelegene zelle zur sporen-mutterzelle werden. Das eigenartige dieser form sind aber die hakensporangien. Acht bis zehn zellen lange haare, die sich oben in eine spitze verjüngen, sind die träger der hakensporangien. Eine jede zelle dieses stieles, mit ausnahme der 2—3 obersten stark verjüngten, treibt am oberen ende eine seitliche vorwölbung, die sich durch eine querwand abtrennt. fig. 9. V. Alle diese seitlichen zellen eines trägers liegen auf einer und derselben seite. Sie werden zu basalzellen je eines 2—3 (selten mehr) köpfigen hakensporangium. Halszellen, geformt wie bei allen früher genannten species, sprossen zu 2—3 aus der basalzelle hervor, sie schwellen oben köpf-

chenförmig an und schnüren sich unten gegen die basalzelle ab. Das köpfchen wird dann durch die bekannte doppelt getüpfelte wand von der halszelle abgetrennt. So können an einem haarförmigen träger 4—7 basalzellen mit je 2—3 hakensporangienköpfchen sitzen. Die sehr kleinen schwärmer haben 2 cilien.

Schliesslich sei hier noch das eigenthümliche verhalten dieser sporangien bei objectträger-kultur erwähnt. Es verträgt der thallus eine solche kultur einige zeit hindurch ganz gut. Die in entwicklung begriffenen kopfzellen der hakensporangien kommen jedoch nicht zur perfection; sie sterben früher oder später ab. An ihrer stelle entwickeln sich dann, mit oder ohne halszelle, sporangien von kugelform, welche nicht durch eine doppelt getüpfelte membran abgeschlossen sind. Diese kugelsporangien bilden an ihrem scheitel die übliche öffnungspapille aus, durch deren verquellung die im innern entwickelten normalen schwärmer ins freie gelangen. fig. 10. V.

---

## II.

Obwohl ich mir der zahlreichen lücken, welche in der entwicklungsgeschichte wie in der beschreibung dieser neuen arten bleiben, sehr wohl bewusst bin, so glaube ich doch, mit hülfe der früher erwähnten arbeiten anderer beobachter, eine speciellere vergleichung der einzelnen bestandteile, der entwicklung und gestaltung des ganzen formenkreises wagen zu müssen, denn erst dabei wird es möglich sein, das resultat der einzelnen beschreibungen zu übersehen.

### *Zellwand.*

In allen früheren angaben über *Trentepohlia*-arten findet man die dicke der zellwand als merkmal oder als eigenthümlichkeit



erwähnt; <sup>1)</sup> wo es nicht geschieht, <sup>2)</sup> handelt es sich um im warmhaus gefundene formen. Frank <sup>3)</sup> hebt den unterschied der freilebenden, dickwandigen Trentepohliazellen von den dünnwandigen der gleichnamigen, als flechtengonidien und dergl. lebenden hervor. Er sagt ferner: „wir haben es hier ohnstreitig mit einer anpassung der pflanze an ihre lebensverhältnisse zu thun, indem die ganz freilebende alge eines viel grösseren schutzes als die innerhalb des periderms wachsende bedarf.“ <sup>4)</sup>

In den vorstehenden beschreibungen nun ist einmal festgestellt, dass die einheimischen Trentepohliaarten bei genügender feuchtigkeit ihre dicken wandungen verlieren und sich mit dünneren begnügen, während andererseits betont wurde, dass sich bei tropischen Trentepohliaarten, mindestens aus regenreichen gegenden, überhaupt nicht derartig starke aussenwände vorfinden; dass sich freilich auch hier bei noch feuchterer kultur eine abnahme der zellwanddicke nachweisen lässt, soll nicht bestritten sein. Es wächst demnach die zellwanddicke mit abnehmender feuchtigkeit.

Ein wenig anders liegen die verhältnisse bei den Phycopeltis und Cephaleuros arten, die schon durch den ort ihres vorkommens und ihre lage einen gewissen schutz gegen austrocknung geniessen. Doch sind auch hier alle sich frei über die thallusfläche erhebenden haare, wie die sporangienstielzellen, durch besonders starke wandungen geschützt. M. Ward <sup>5)</sup> möchte diese erscheinung mit mechanischen gründen der festigkeit erklären, es dürften wohl diese wie die oben angedeuteten ursachen dabei zusammenwirken.

Die aussenseite der zellwände unserer einheimischen arten zeigt an älteren zellen fast regelmässig ein rissiges oder zerklüftetes aussehen cf. fig. 6. 7. I. Kützing <sup>6)</sup> hat zuerst darauf aufmerksam gemacht und nennt es „spiralfaserige structur der cuticula“, freilich verwechselt er dann häufig einige die alge

1) cf. Caspary. lc. pg. 584. Wille lc. fig. 1. 2. 6. 7. taf. XVI. Hansgirt. prodramus einer algenflora von boehmen I. pag. 87. etc.

2) cf. Hildebrandt. lc.

3) lc. pg. 159.

4) lc. pg. 161.

5) lc. pg. 95.

6) tab. phycol. pg. 21.



umgebende pilzhyphen damit. — Dieses rissige aussehen der membran rührt nun von den älteren, halb abgesprungenen aussenschichten her, die wohl kaum mehr mit ernährt werden dürften, aber doch einen gewissen schutz ihren eingeschlossenen zellen gewähren werden, analog der borke unserer bäume. Ob diese membranschichten etwa bei der benetzung ein wenig aufquellen, oder überhaupt die feuchtigkeit eine zeit lang zurückzuhalten im stande sind, vermag ich nicht anzugeben. Es findet sich rissige membran bei *Trentepohlia umbrina*, *maxima* und besonders *Jolithus*. Das von Ward beschriebene und abgebildete lösen der äusseren von den inneren membranschichten der zellwand bei den stielzellen der *Mycoidea*-hakensporangien gehört ebenfalls hierher.

Eine fernere eigenthümlichkeit der zellwand, welche sich bei der ganzen gruppe findet, ist die tüpfelbildung. Sieht man von der einfachsten form, der *Trentepohlia umbrina*, ab, so zeigen die querwände fast aller *Trentepohlia* formen eine tüpfelstelle. Durchgehende protoplasma-verbindung habe ich nirgends gefunden. Doch bedeutet ja schon eine derartige membran-verdünnung eine bedeutende erleichterung des stoffaustausches. Die nichtgetüpfelte *Trentepohlia moniliformis* zeichnet sich durch gleichmässig sehr dünne membranen aus. Besonders auffallend wird die tüpfelung bei formen mit sehr dicker membran z. b. *Jolithus*. Ob die als *Trentepohlia crassisäpta* bezeichnete species etwa mit den *Eucalypten* aus einem trockneren klima nach dem feuchten *Tjibodas* gebracht ist und dort die früher gleichmässig starke membranbildung auf die querwände beschränkt hat, vermag ich nicht anzugeben; ähnliche der fadenspitze aufsitzende cellulose-hütchen sind auch für andere formen bekannt <sup>1)</sup>. Bei *Chroolepus amboinensis* (fig. 1—7. IV) ist in den faden- wie in den flächenzellen gleichmässige tüpfelung der querwände vorhanden, bei allen übrigen thallus-flächen der *Phycopeltis* und *Cephaleuros* arten fehlt jede tüpfelbildung, um nur bei der umwandlung in kugelsporangien wieder aufzutreten. (Ce-

---

1) cf. Caspary. lc.

phaleuros lävis) Es ist bei den allseitig in der fläche an nachbarzellen grenzenden Phycopeltis etc.-zellen der transport aller nahrungsmittel etc. eben nicht auf einen einzigen weg beschränkt, wie dies bei den Trentepohlia-fäden naturgemäss der fall sein muss. So wird es auch verständlich, dass sobald der Cephaleuros lävis zur kugelsporangienbildung schreitet und die zellwände der sporenmutterzelle allseitig sehr verdickt, dass er dann nach der nächst-älteren fadenzelle hin eine tüpfelstelle beibehält, wodurch die nöthige zufuhr von bildungsstoffen sehr erleichtert werden muss. Die ausbildung von tüpfeln in den flächenzellen des Chroolepus amboinensis ist dagegen nur als anklang an die fadenzellen der gleichen species, als beweis ihrer gleichwertigkeit aufzufassen.

Die verschiedenen haare der Cephaleuros arten, wie die stielzellen der hakensporangien besitzen keine getüpfelten querwände, obschon in den letzteren lebhafter stoff-transport stattfinden muss. Die querwände selbst sind freilich sehr dünn.

### *Zellinhalt.*

Der am meisten in die augen fallende bestandteil des zellinhaltes ist das hämatochrom. Diese bezeichnung ist eingeführt von Cohn <sup>1)</sup> für den rothen „bei gewissen Volvocinen, Proto-coccaceen, Palmelleen und Chroolepus, sowie in den sporen mancher Chlorosporeae (Sphäroplea, Bulbochäte, Volvox) ferner bei Euglena sanguinea“ auftretenden farbstoff, der charakterisirt wird: „als ein scharlachrothes in alkohol und äther lösliches, durch Iod blau werdendes öl“. Als sehr charakteristische reactionen kommen dazu die dunkelblau-färbung durch Schwefelsäure, welche auch von Rostafinski <sup>2)</sup> schon angegeben wird, und die bräunung durch osmiumsäure. Ob diese letzteren für alle oben von Cohn aufgeführten fälle gelten, vermag ich nicht anzugeben; ausser sämtlichen Trentepohlia, Phycopeltis und Cephaleuros arten zeigte auch Hämatococcus dieselbe. Die angaben

1) F. Cohn. beiträge zur physiologie der phycocchromaceen und florideen, archiv für. mikr. Anatomie. Herausgeb. v. M. Schultze. III. 1867. pg. 44.

2) bot. Ztg. 1881. pg. 461.

über löslichkeit in alkohol sind sehr verschieden. Wie Cohn, so behauptet auch Rostafinski, das hämatochrom sei in alcohol löslich; nach seiner darstellung ergibt sich, dass er grossen überschuss absoluten alcohols längere zeit (12 stunden) einwirken liess. Hildebrand <sup>1)</sup>, wie Frank <sup>2)</sup> geben unlöslichkeit in alcohol an. — Nach meiner erfahrung ist das in allen niancen von braun, roth und gelb vorkommende hämatochrom in kleinsten tröpfchen in den zellen vorhanden. Für alle diese tropfen wird man nothwendigerweise eine trennung durch feinste protoplasma massen annehmen müssen, da sie sonst zusammenfliessen würden. In älteren, protoplasma-armen zellen sind die tropfen grösser und weniger zahlreich; bei der tödtung der zelle fallen die trennenden protoplasma häutchen fort, die tröpfchen fliessen in einen oder wenige zusammen. Dies lässt sich schon durch verdünnten alcohol bewirken, ohne dass man den farbstoff als gelöst wird bezeichnen können. In absolutem alcohol, insbesondere in äther und alcohol, in chloroform etc. lässt sich der farbstoff lösen. Man erhält eine gelbe (es wurde *Trentepohlia maxima* verwandt) flüssigkeit, welche obige reactionen zeigt. Nach verdampfen des lösungsmittels bleibt ein gelber rückstand, der den für *Trentepohlia Jolithus* insbesondere, aber auch für andere formen charakteristischen geruch zeigt und im dunkeln die farbe behält. Am lichte verblasst diese letztere bald, der geruch aber bleibt; hierauf dürfte wohl die angabe der flüchtigkeit des stoffes bei Frank <sup>3)</sup> zurückzuführen sein. Für mikroskopische zwecke aber ist selbst mit äther der farbstoff kaum genügend zu entfernen, er scheint schlecht aus den zellen herauszudiffundiren.

Dieses hämatochrom ist nun in jeder einzelnen zelle in verschiedenster menge enthalten, welches aber ist seine bedeutung?

Da der ganzen hier in frage stehenden gruppe die stärke gleichmässig fehlt <sup>4)</sup> so könnte man das hämatochrom, wenn

1) lc. pg. 82.      2) lc. pg. 160.      3) lc. pg. 157.

4) Das fehlen der stärke ist schon von Frank für *Trentepohlia umbrina* (lc. pg. 138) richtig angegeben. Trotzdem findet sich die behauptung, dass stärke vorhanden sei, überall wiederholt. Auch M. Ward (lc. pg. 91) giebt für die alge der *Strigula com-*

auch nicht für das erste assimilationsproduct, so doch vielleicht für einen aufgespeicherten reservestoff halten. Freilich müsste dann der in *Hämatococcus* vorhandene farbstoff eine andere function haben, da die *Hämatococcus*-zellen reichlich stärkekörner besitzen. Gegen die natur des hämatochroms als reservestoff spricht aber der umstand, dass dasselbe nicht verschwindet, wenn man *Trentepohlia* oder *Phycopeltis*-pflanzen eine zeitlang dunkel hält. Freilich bleibt ja der einwand möglich, dass es nur bei lichtzutritt von der zelle wieder dem weiteren stoffwechsel könnte dienstbar gemacht werden. Am meisten aber bestimmen mich die, zunächst freilich nur bei *Phycopeltis Treubii* und *Phycopeltis maritima* mit sicherheit nachgewiesenen, tropfen farblosen öles, die nicht wohl anders denn als erstes sichtbares assimilationsproduct können gedeutet werden, dazu, dem hämatochrom eine andere function zuzuweisen. Bei den sehr schwierigen optischen verhältnissen der ganzen gruppe und der gleichen reaction beider öartigen körper, scheint mir die annahme des vorhandenseins eines solchen, vielleicht oft nur in geringer menge vertretenen, farblosen öles neben dem hämatochrom bei allen *Chroolepideen* nothwendig zu sein.

Nun aber ist daran zu erinnern, dass die menge des hämatochroms in den im freien gefundenen *Trentepohlia*-zellen weit grösser ist als bei den kultur-exemplaren und flechtengonidien,<sup>1)</sup> dass die in intensivster beleuchtung lebenden formen des kreises *C. Mycoidea* stets mehr hämatochrom enthalten als die *Phycopeltis*-pflanzen, welche schattige standorte bevorzugen, (insbesondere *Ph. Treubii*); dass ferner die mit hämatochrom vollgepfropften zellen ein zeitweiliges relatives ruhestadium durchmachen, aus dem sie erst bei benetzung wieder erwachen, wie das hervortreten des chlorophylls und intensives wachstum beweisen; dass endlich in den tropen in der trocknen zeit das hämatochrom, in der feuchten wachstumsperiode dagegen das

---

*planata* stärke als stets anwesend an. Die beweisführung beruht in allen fällen auf der Jodreaction, wobei unbeachtet gelassen ist, dass sich die kleinen hämatochrom tropfen durch Jod ebenso färben, wie stärke es thun müsste.

1) cf. Frank lc. pg. 159.



chlorophyll dieser algengruppe mehr hervortritt. Überlegt man nun, dass bei den übrigen algen sich das hämatochrom insbesondere da findet, wo die betreffenden zellen eine längere ruheperiode durchmachen werden, die oft mit austrocknung verbunden ist, dass es ferner solchen organismen im vegetirenden zustande eigen ist, die an der luft lebend durch häufige trockenheit zu einer zeitweiligen verminderung ihrer lebsthätigkeit gezwungen werden, so muss man zu der überzeugung kommen, dass das hämatochrom für die aus innern oder äusseren gründen nicht in voller vegetation befindlichen algenzellen ein schutzmittel darstellt. Ob es nun als schützender mantel <sup>1)</sup> die im innern verborgenen chlorophyllkörper vor zu intensivem lichte schützt, — sei es durch reflexion oder absorption — von dem dieselben derzeit doch keinen nutzen ziehen könnten aus anderen die vegetation hindernden gründen, oder ob es etwa durch irgend welche eigenschaften dem plasma die fähigkeit verleiht, das austrocknen zu ertragen, das mag einstweilen dahingestellt bleiben <sup>2)</sup>.

Die *Chromatophoren* der *Trentepohlia* arten sind nach Schmitz <sup>3)</sup> von der gestalt kleiner, flacher scheiben; nach demselben autor <sup>4)</sup> fehlen ihnen die pyrenoide. Weitere angaben über die chromatophoren unserer gruppe sind mir nicht bekannt geworden.

In der that treten die chlorophyllkörper der *Trentepohlia* arten meist in der form rundlicher scheiben auf, verfolgt man aber ihre entwicklung genauer, so sieht man, dass dies nicht ihre ursprüngliche gestalt ist. Es eignen sich die in feuchter objectträger-kultur gezogenen exemplare am besten zur untersuchung, da hier die störung durch hämatochrom-massen sehr

---

1) cf. G. Berthold. Beitr. zur Morphologie u. Physiologie der meeresalgen. in Pringsheims Jahrbüchern f. w. b. XIII pg. 685: vorrichtungen zum schutze gegen hohe lichtintensitäten im plasma der einzelnen zellen.

2) Stahl erwähnt, dass *Chroolepus*-arten von landschnecken verschont bleiben: cf. Pflanzen und schnecken. Jena 1888. pg. 115.

Ob sie diese immunität dem aromatischen geruche des hämatochroms oder ihren dicken cellulosewänden verdanken, weiss ich nicht anzugeben; irgend einen bitteren oder sonst unangenehmen geschmack konnte ich nicht wahrnehmen.

3) Schmitz. Chromatophoren der algen. Bonn 1872. pg. 11.

4) lc. pg. 37.



vermindert wird. Dann sieht man in den nicht allzuweit vom fortwachsenden scheitel des fadens entfernten, doch annähernd bereits ausgewachsenen zellen die chromatophoren in gestalt langgestreckter, unregelmässig begrenzter scheiben, wie fig. 7. II es an *Trentepohlia bisporangiata* zeigt. An älteren zellen (fig. S. 9. II) ist wahrzunehmen, wie diese langgestreckten chromatophoren in kleinere, mehr oder weniger rundliche teile zerfallen, welche eine zeitlang noch reihenweise geordnet liegen bleiben, sich später von einander trennen und über die zellenoberfläche verteilen. Die eckige gestalt mag eine durch den gegenseitigen druck verursachte abplattung sein. — Derartige plattenstreifenförmige chlorophyllbänder lassen sich nun besonders gut auch bei *Trentepohlia moniliformis* wahrnehmen. (fig. 10. II) Sie zerfallen auch hier in kleine teilchen. Bei den Europäischen *Trentepohlia* arten habe ich grössere streifenförmige chromatophoren zwar nicht gesehen, doch erkennt man häufiger eine bandförmige aneinanderreihung der vorhandenen kleineren chlorophyllkörper, die auf eine ähnliche entstehung schliessen lässt.

Ganz regelmässig zeigen die *Phycopeltis* und *Cephaleuros* arten grosse chlorophyllplatten, oft nur eine in jeder zelle. Durch das auftreten runder löcher, (fig. 5. III) wird deren zerteilung eingeleitet, doch scheint sie niemals bis zu dem grade fortzuschreiten wie bei *Trentepohlia*. In den erwähnten bei Objectträgerkultur gebildeten zellfäden des *Cephaleuros albidus* tritt nun wieder eine äusserst feine zerteilung der chromatophoren ein, (cf. fig. 4. V) welche einer gleichmässigen verbreitung kleiner, rundlicher scheibchen an regelmässigkeit wenig nachstehen dürfte. Es macht sich hier der umstand geltend, dass eine einseitig beleuchtete zellfläche das optimum der ausnutzung ihres chlorophyllapparates auf andere weise erreichen muss, als ein allseitig dem lichte ausgesetzter zellfaden.

Ob in den schwärmsporen der gruppe irgend welche übereinstimmung in bezug auf die form der chromatophoren herrscht, vermag ich nicht anzugeben.

Pyrenoide habe ich nirgends in den chromatophoren gefun-

den. In besonders günstig liegenden objecten glaubte ich äusserst winzige tröpfchen hin und wieder zu erblicken, (fig. 7—10. II) welche sich mit osmiumsäure bräunten und mit Jod schwärzten, doch mag dies letztere eine durch die färbung der chromatophoren selbst hervorgerufene täuschung sein. Diese tröpfchen schienen der substanz des chromatophor eingelagert zu sein und müssen entweder dem hämatochrom oder dem farblosen öl zugeschrieben werden.

Es bleiben noch zu erwähnen die zellkerne. Bei der schwierigkeit, das hämatochrom aus den zellen zu entfernen, ist die aufgabe, die zellkerne zu finden, nicht immer eine ganz leichte.<sup>1)</sup> Am besten gelingt es noch an den keimpflanzen und an den zellen der hakensporangien. Letztere zeigen in ihrer basalzelle, wie in jeder ihrer — wenigstens im verhältnisse zu den vegetativen zellen — farblosen halszellen stets sehr deutlich je 1 grossen kern, in dem oft auch der nucleolus zu erkennen ist. fig. 3. II. fig. 11. IV. In den jungen keimlingen von *Trentepohlia umbrina* wie *Trentepohlia maxima* sind dagegen die kerne nicht immer auf 1 in jeder zelle beschränkt, (fig. 1. 10. I) und für die *Phycopeltis*-keimlinge wird man oft nothwendigerweise mehrkernigkeit annehmen müssen, damit nur bei dem gleichzeitigen zerfall in sehr zahlreiche tochterzellen eine jede derselben einen kern erhalten könne. (fig. 3. III.)

### *Vegetationsorgane.*

Die einzelnen glieder der in frage stehenden algengruppe besitzen eine sehr verschiedene morphologische differenzirung. *Trentepohlia umbrina* ist in gewissem sinne als einzellige alge zu betrachten, da eine jede zelle für sich als abgeschlossenes ganze besteht, auch als solches der fortpflanzung fähig ist. Dadurch dass diese selbständigen zellen häufig in fäden vereinigt leben, ist der übergang zu denjenigen formen gegeben, die, wie *Trentepohlia Jolithus*, einen wirklichen engeren zu-

---

1) cf. Ward lc. pg. 92.

sammenhang der fadenzellen durch tüpfelung der querwände etc. andeuten. Das auftreten der verzweigungen lässt sich am besten an *Trentepohlia moniliformis* anknüpfen, deren gebauchte zellen sämtlich, und an jeder stelle gleichmässig, dazu befähigt sind, eine neue verzweigung einzuleiten.

Die erste ungleichwertigkeit der verzweigungen findet sich bei *Trentepohlia maxima* in dem auftreten der „haarbildungen“. Ist auch nach dem vorhergesagten anzunehmen, dass die vegetationsorgane in der beschaffenheit ihrer membranen genügenden schutz gegen trockenheit finden, so ist doch zur öffnung und entleerung der sporangien wasser in tropfbar-flüssigem zustande nothwendig. Während nun bei den kleineren formen das dichte anschmiegen an das substrat oder die niedrigkeit der räschen ihnen bei jedem regen eine genügende flüssigkeitsmenge zum ausschwärmen sicherte, würde dies bei der aufrecht wachsenden und ihre sporangien an den fadenspitzen tragenden *Trentepohlia maxima* vielleicht nicht genügen. Durch die zahlreichen haarbildungen aber erhält der rasen eine derartige dichtigkeit, dass sich das wasser einige zeit hindurch capillar darin hält und so den reifen sporangien gelegenheit zum ausschwärmen bietet. — Bei der kultur in der feuchten kammer fallen die haare fort, wie erwähnt wurde. Für die wasserbewohnenden algen, insbesondere für die florideen, ist von Berthold <sup>1)</sup> nachgewiesen, dass die haare ein schutzorgan gegen intensive beleuchtung bilden. Für die luftbewohnenden Chroolepideen scheint mir aber die bedeutung des haarpelzes als wassersammelndes organ in erster linie zu stehen, obschon auch, besonders bei der *Mycoidea* gruppe, der von den haaren gespendete schatten den algen von wichtigkeit sein mag.

In einer bezüglich des tropfbaren wassers sehr viel weniger günstigen lage als die am boden oder dicht über ihm wachsenden arten befinden sich alle blattwohnenden pflanzen. Die ledrigen blätter der tropischen gewächse zeigen auch nach dem heftigsten regen in kürzester zeit wieder eine völlig trockene

1) Beiträge zur Morphologie und Physiologie der meeresalgen.  
Pringsh. Jahrb. f. w. b. XIII pg. 675 ff.

oberfläche und es müssen die epiphyllen pflänzchen selber für ihren wasserbedarf sorgen. Ebenso hat Göbel <sup>1)</sup> in seiner bearbeitung javanischer lebermoose darauf hingewiesen, von welcher bedeutung es für dieselben sei, dass sie „das am stamm herabrieselnde oder sonst ihnen zukommende wasser festzuhalten vermögen“; und es gehören gerade zu den epiphyllen lebermoosen einige der mit den ausgeprägtesten und schönsten „wassersäcken“ versehenen arten.

Die einzige vorerwähnte epiphylle *Trentepohlia* art, *Trentepohlia cyanea*, stellt denn auch ein capillares wasserreservoir dar und selten sah ich an der schönen Telaga Warna die sammetnen räschen anders als mit wasser gesättigt und tief dunkel gefärbt. Die blätter selbst waren dann bereits meist wieder trocken geworden und liessen so die function des rasens als wassersammelndes organ auf das beste hervortreten. Es ist also ihren an den aufrechten fäden sitzenden sporangien hinreichend gelegenheit geboten, die schwärmsporen zu entleeren.

Ist es nun der mutterpflanze gelungen, ihre verbreitungsorgane zu entlassen, so handelt es sich für die freigewordenen schwärmer vor allem darum, an irgend einer stelle des blattes zur ruhe kommen und „fest werden“ zu können. Während die am boden lebenden oder rinde bewohnenden arten gar leicht irgend ein geschütztes plätzchen werden finden können, wo sie vor widrigen einflüssen sicher, zur keimung gelangen, besteht für die epiphyllen formen vor allem die gefahr, von den heftigen tropischen regengüssen abgespült zu werden. Dieser fährlichkeit begegnen nun die *Phycopeltis* und *Cephaleuros* arten durch umbildung der zur ruhe gelangten schwärmspore in eine haftscheibe, welche mit breiter fläche dem substrate aufliegend, den sich darüber ergießenden regenmengen besseren widerstand leistet, als es ein einfacher zellfaden vermöchte. <sup>2)</sup> Die weitere entwicklung dieser haftscheibe führt dann zu dem oft beträchtliche dimensionen erreichenden flächenförmigen thallus der epi-

---

1) Morpholog. u. biolog. studien in ann, du jardin bot. de Buitenzorg herausgegeben. von Treub. VII. 1. pg. 23.

2) cf. Ward. lc. pag. 91. 92.



phyllen formen. Auch für die blattbewohnenden lebermoose hat Göbel <sup>1)</sup> nachgewiesen, dass sich bei der keimung zu nächst ein flächenförmiges haftorgan bildet, und er hebt mit recht hervor, dass es sich bei dieser form des thallus um eine anpassung an die epiphytische lebensweise handelt.

Von dem so gewonnenen festen standplatze aus erfolgt dann bei *Chroolepus amboinensis* die weitere entwicklung der *Trentepohlia* ähnlichen fäden; die keimscheibe ist für diese art zunächst gewiss nichts anderes als lediglich haftorgan gewesen, die zellfäden dagegen der eigentliche »lebende« teil der pflanze. Jeder einzelne von ihnen fusst aber in der haftscheibe, und so hängt schliesslich von ihrer vergrösserung das weitere wachstum der ganzen pflanze wesentlich ab. Auf den *Garcinia* blättern nun, welche diese interessante pflanze trugen, war ausserdem die *Phycopeltis Treubii* sehr verbreitet. Diese letztere hatte stets die hauptmasse der blattoberfläche occupirt und der *Chroolepus amboinensis* bildete nur ganz winzige enclaven in dem fremden gebiete. Es spielte sich offenbar ein kampf ums dasein auf den blättern ab und *Phycopeltis Treubii* war der weit überlegene teil. Da nämlich diese form ihre gesammten kräfte auf die flächenförmige ausbreitung verwendet, so ist ihr der *Chroolepus amboinensis*, welcher nur einen bruchteil seines wachstumes darauf richten kann, nicht gewachsen, sobald es sich um schleunige ausbreitung auf einem blatte handelt. Die rasch sich ausbreitenden arten drängen die langsamer sich entwickelnden zurück oder unterdrücken sie gänzlich.

Dieser kampf um den raum dürfte in der that die lediglich flächenförmige ausbildung der vegetationsorgane bei den höheren epiphyllen formen gezeitet haben. Demnach wird es auch von bedeutung sein, dass die *Cephaleuros* formen vorerst allein auf die ausbildung der flachen vegetationsorgane beschränkt bleiben, erst nach erreichung einer gewissen grösse werden hakensporangien angelegt. Dass bei ganz besonderen verhältnissen von der sofortigen bildung einer haft-keimscheibe abweichungen

---

1) lc. pg. 48. 49.



stattfinden, wie bei *Cephaleuros lävis* und den parasitischen formen, ändert an deren bedeutung nichts.

Nachdem so dargelegt ist, dass die flächenform des thallus als anpassung an das substrat aufgefasst werden muss, erübrigt noch ein eingehen auf die verschiedenartigkeit der verzweigungen in der gruppe. Von den ganz regellosen verästelungen der *Trentepohlia* arten ausgehend, finden wir in dem *Cephaleuros solutus* eine zwischenform, welche annähernd ebenso unregelmässige verzweigungen, aber auf die ebene der blattoberfläche beschränkt, bildet. Als eine folge der beschränkung auf diese ebene wird sich die nothwendigkeit möglicher ausnutzung des zur verfügung stehenden raumes geltend gemacht haben. Wie in der gattung *Coleochäte* wirr verzweigte formen die vorfahren der als muster regelmässiger zellnetze bekannten *Coleochäte scutata* gewesen sein dürften<sup>1)</sup>, ohne dass ein anderer grund zu dieser wachstumsänderung ausfindig zu machen ist, als eben das im kampf um den raum erworbene bestreben, bester raumbenutzung, so hat man sich auch in unserer gruppe der *Chroolepiden* ein stets regelmässiger gewordenes aneinanderlegen der in einer fläche nebeneinander wachsenden fäden vorzustellen, bis endlich das regelmässige randwachstum resultirte. Die ringsum stetig fortschreitende vergrösserung bringt es nothwendigerweise mit sich, dass die randzellen fortwährende radialtheilungen eingehen müssen, es werden neue zellreihen zwischen die alten eingeschoben. Wo nun eine randzelle sich in zweie geteilt hat, wird man im hinhlick auf die einzelne reihe von einer dichotomie reden können und so ist auch der

---

1) cf. Pringsheim. Die *Coleochäteen*. Jahrb. f. w. bot. II. pg. 1. ff. insbesondere die eingehende vergleichung der wachstumsverhältnisse der verschiedenen species. Wenn dort (lc. pg. 5) von *Col. scutata* gesagt wird: »die pflanze ist in allen ihren wachstumsstadien eine scheibe, welche von einer stets *zusammenhängenden*, parenchymatischen und einschichtigen zelllage gebildet wird, und sie kann daher ihrer entstehung nach nicht als aus isolirten und mit einander verwachsenen zellfäden zusammengesetzt betrachtet werden.“ — so ist das wohl nur ontogenetisch zu verstehen; in phylogenetischem sinne wenigstens drängt sich die frage auf, wie anders soll man sich denn die scheibe entstanden denken? Es ist auch an *Placophora Bideri* zu erinnern, deren flacher thallus aus der länge nach verwachsenen *Polysiphonia*-sprossen besteht. Cf. Falkenberg. Ueber congenitale verwachsung am thallus der *Pollexfenieen*. Bot. Ztg. 1881.

häufig angewandte ausdrück nur mit bezug auf die einzelne reihe zu verstehen.

Die weitere entwicklung des formenkreises geht hier auseinander. Die *Phycopeltis* arten behalten vollkommen die lebensweise bei, welche *Trentepohlia* und *Chroolepus* zeigten. Sie leben selbständig auf dem blatte, dem sie nichts als den standort mit seinen beleuchtungsverhältnissen etc. verdanken. Die *Cephaleuros* gruppe dagegen tritt vielfach in ein engeres verhältniss zum substrate. Die befestigung durch rhizoiden und die ausbildung einer quasi gemeinsamen cuticula ist der erste schritt. Ob die rhizoiden lediglich der festheftung dienen, ist schwer zu entscheiden. Die häufig eintretende schwärzung des unter dem thallus liegenden blattgewebes scheint fast das gegentheil anzudeuten, um so mehr da diese wahrnehmung bei den *Phycopeltis* arten nie zu machen ist. — Unbestreitbar aber ist der parasitismus bei *Cephaleuros parasiticus* und *minimus*, welche tief ins blatt eindringende senker treiben und ihren wirth empfindlich schädigen. Dass bei diesen 2 formen die dichotomische verzweigung und regelrechte flächen-ausdehnung ganz verloren gehen, ist als directe folge des parasitismus aufzufassen. Sucht man noch eine erklärung dafür, dass diese durch ihren chlorophyllgehalt zu selbständigem leben befähigten algen zu parasitischer lebensweise gelangt sind, so liegt es nahe, ein bisher noch fehlendes zwischenglied anzunehmen, welches lediglich raumparasitismus triebe, ohne die wirthspflanze anders als höchstens mechanisch zu schädigen. Der nutzen eines solchen raumparasitismus würde in der grösseren sicherheit gegen die angriffe der pilze zu finden sein, denen die freilebenden arten in so hohem maasse preisgegeben sind.<sup>1)</sup> In der that bleiben auch *Cephaleuros parasiticus* wie *Cephaleuros minimus* von pilzen meist verschont, während es sonst auf algenreichen blättern fast nie an den betreffenden flechten-bildungen mangelt.

Noch eine andere eigenthümlichkeit hat diese gattung vor

---

1) Cf. Cūnningham und Marshall Ward. 1c.

der ersteren voraus, die behaarung. Es wurde oben gezeigt, dass diese erst in einem späten entwickelungsstadium auftritt. Nach der ausbildung der im thallus liegenden kugelsporangien sendet die alge einen dichten wald von haaren in die luft.

Derselbe ist bei den verschiedenen formen von ganz differenter dichtigkeit; bald stehen ganze büschel kleinerer haare zusammen von grösseren überragt, bald sind sie alle von annähernd gleicher länge, die hinter derjenigen der hakensporangien nur wenig zurückbleibt. Stets aber wird mit der behaarung die möglichkeit gegeben sein, das von den blättern so rasch abfliessende wasser länger zurückzuhalten und der pflanze nutzbar zu machen. Nach einem jeden regen kann man sich überzeugen, dass, wenn die blattfläche längst trocken geworden, in diesen algen-räschen noch wasser vorhanden bleibt. Die hakensporangien würden ohne diesen bis zu ihnen hinanreichenden wassersammler wohl nur selten in der lage sein, ihre sporenbehälter am standorte selbst zu entleeren.

Rein morphologisch sind diese haarbildungen ebenso wie die hakensporangien <sup>1)</sup> nichts anderes als aus dem flächenförmigen zellverbände wieder freigewordene zellfäden, die eben besonderen functionen dienstbar sind.

Ein kurzer rückblick auf die ganze gruppe zeigt uns jetzt dieselbe als eine von der einfachsten, quasi einzelligen form aufsteigende reihe, deren glieder durch die an ihrem standorte gebotenen bedingungen und die verschiedenen eigenschaften ihres substrates genöthigt wurden, eine stets höhere morphologische differenzirung anzunehmen.

### Fortpflanzungsorgane.

Wiederum möge die einfachste form den ausgangspunkt bilden. Zur fortpflanzung ist bei *Trentepohlia umbrina* eine jede zelle befähigt, sobald sie eine gewisse grösse erreicht hat. Sie schwillt

---

1) cf. Ward *l.c.* pg. 95.

dann kugelig an, weshalb der name kugelsporangium gewählt wurde, bildet einen halsteil von oft beträchtlicher länge, welcher an seiner spitze zu einem schleime verquellend, den 32—64 im innern gebildeten schwärmern einen ausweg bietet. Die schwärmer sind mit 2 cilien versehen; sie keimen ohne kopulation. Bei den höher organisirten formen wird dem kugelsporangium ein bestimmter platz im thallus zugewiesen. Sie stehen bei *Trentepohlia maxima* an der spitze der fäden, bei andern arten seitlich, oft können sie die eine wie die andere lage annehmen, z. e. *Tr. crassisäpta* etc. Die schwärmer besitzen auch bei diesen formen 2 cilien, ihre keimung ohne kopulation wurde wenigstens für *Trentepohlia maxima* nachgewiesen. — *Chroolepus amboinensis* entwickelt sowohl aus den fadenzellen wie flächenzellen kugelsporangien, und zwar in beiden fällen nesterweise, indem, wo einmal der anstoss dazu gegeben ist, die nächstfolgenden vegetativen zellen ebenfalls zur sporenbildung schreiten. Ebensowenig wie vorher für die vegetativen faden- und flächenzellen ein anderer unterschied, als eben der in der lage begründete, angeführt werden konnte, — musste doch vielmehr eine bis in anatomische einzelheiten gehende übereinstimmung festgestellt werden — ebensowenig ist man berechtigt, irgend eine verschiedenheit der faden- und flächenkugelsporangien anzunehmen. Dass die im faden liegenden zellen besser im stande sind, eine vollkommene „kugel“ zu bilden, als die vom substrat und von ihren nachbarzellen eingeengten flächenzellen, bedarf keiner erklärung. Dass sich bei letzteren die austrittsöffnung stets auf der oberseite befindet, ist ebenso durch die äusseren verhältnisse bedingt. — Durch die ganze gruppe der *Phycopeltis* und *Cephaleuros* arten findet sich dann dieses aus vegetativen zellen umgebildete kugelsporangium. Die eine form vermag eine jede thallus zelle in ein sporangium zu verwandeln, bei andern arten ist diese möglichkeit auf die endzellen der reihen beschränkt; unterschiede, die in ähnlicher weise bei *Trentepohlia* auftraten. Auch die sich nur noch bei den sporangien findende tüpfelung der querwand bei *Cephaleuros lävis* erinnert an die *Trentepohlien*. Ob die form mehr oder



weniger von derjenigen der vegetativen zellen abweichend geworden ist, ob die öffnung gleich ins freie mündet, oder ob noch eine cuticula vor der befreiung der schwärmer zu sprengen ist, das alles sind unterschiede, welche weniger ins gewicht fallen. In allen fällen, wo schwärmer aus diesen sporangien beobachtet sind, besaßen sie 2 cilien und bei einigen arten konnte festgestellt werden, dass sie ohne kopulation keimen.

Ausser dieser form der kugelsporangien sahen wir bei der ganzen familie noch eine zweite sporangienform auftreten, deren charakteristik in dem vorhandensein einer hakenförmig gekrümmten, farblosen halszelle und in der, die eigentliche sporen-mutter- oder kopfzelle abtrennenden, doppelt getüpfelten querwand gefunden wurde. Ob dieses hakensporangium einfach bleibt, so wie es eben beschrieben, oder ob mehrere, auf einer ihnen gemeinsamen basalzelle sitzend durch einen mehr oder weniger langen stiel emporgehoben werden, das sind wiederum speciellere unterschiede, die vorläufig unerörtert bleiben mögen. Dieses hakensporangium nun in seiner einfacheren oder zusammengesetzten form fand sich bei sämtlichen Cephaleuros und Phycopeltisarten mit alleiniger ausnahme der Phycopeltis epiphyton Millardet. Es fand sich ferner bei Trentepohlia uncinata Gobi, Trentepohlia abietina, Trentepohlia bisporangiata <sup>1)</sup>. Ob die anderen species niemals hakensporangien bilden, kann hiernach natürlich nicht entschieden werden, wahrscheinlich werden alle arten befähigt sein, auch hakensporangien unter den entsprechenden umständen auszubilden. Nur Trentepohlia umbrina dürfte ihrer einfachen, auf gleichheit aller zellen basirten organisation entsprechend nicht dazu im stande sein.

Die aus diesen hakensporangien hervorgehenden schwärmer besitzen nun in allen beobachteten fällen ebenfalls 2 cilien, ihre gestalt ist von derjenigen der aus den kugelsporangien hervorgehen-

---

1) In einer kleinen notiz führt Wildemann eine form an, die sowohl kugel wie hakensporangien bildete, freilich lässt die dortige beschreibung nicht erkennen, um welche art es sich eigentlich handelt, und es kann daher auch die schlussfolgerung, dass die Gobi'sche art uncinata eingehen müsse, zunächst nicht zugegeben werden. Cf. bulletin de la soc. roy. de bot. de Belgique 27. 1888. pg. 79. ff.



den nicht zu unterscheiden <sup>1)</sup> und von Ward <sup>2)</sup> ist eingehend nachgewiesen, dass diese schwärmer ohne kopulation keimen.

Nachdem ich schon im sommer 1888. beobachtet hatte, dass die schwärmsporen von *Trentepohlia umbrina* und *maxima* ohne kopulation der weiteren entwicklung fähig sind, glaubte ich die von Wille <sup>3)</sup> und Lagerheim <sup>4)</sup> gemachten angaben über kopulation von schwärmsporen der *Trentepohlia* arten in zweifel ziehen zu müssen. Um so sorgfältiger wurde bei dem aufenthalte in Buitenzorg auf etwaige kopulationen der schwärmsporen geachtet, doch immer vergeblich. Als nun die am rande des flächenförmigen thallus sitzenden, schwärmer entwickelnden kügelchen bei *Cephaleuros Mycoidea* und die mit hakenförmiger halszelle versehenen kleinen sporangien am rande von *Cephaleuros albidus* aufgefunden wurden, schien nichts näher zu liegen, als dass hier nun das bis dahin fehlende geschlecht aufgefunden sei, welches mit den schwärmern aus den kugelsporangien — die ja nach Ward stets zugrunde gegangen waren — copuliren müsse, um eine neue pflanze zu bilden. Zahlreiche versuche wurden daraufhin angestellt und in jeder möglichen weise abgeändert, aber obgleich schwärmer beider sporangien arten häufiger glücklich zur selben zeit zum schwärmen gebracht wurden, habe ich niemals eine kopulation derselben wahrgenommen, noch irgend etwas bemerkt, das als product einer solchen zu deuten sein könnte.

Schliesslich ist es mir durch zufall geglückt, bei *Phycopeltis* in der that eine kopulation wahrzunehmen. Eine in den vorstehenden beschreibungen nicht aufgeführte art, welche sich auf den blättern von *Pothos variegatus* fand und dort in den vertiefungen zwischen den aufgewölbten epidermiszellen entlang kroch, — übrigens durch ihren hämatochromgehalt und wachstumsart als *Phycopeltis* zu erkennen war — trug grosse dem

---

1) Der einzige unterschied den Ward (lc. pg. 98) angiebt, bezieht sich auf das verhalten im momente des ausschlüpfens; er dürfte eher den verschiedenen sporangien und ihrem entleerungsmechanismus zuzuschreiben sein, als eine differenz der schwärmer darstellen.

2) Ward, lc. pg. 92. 98.

3) lc.                      4) lc.

thallus eingesenkte kugelsporangien, deren bildung aus vegetativen zellen genau so wie bei allen anderen species verlief. Es war nur diese eine art sporangien vorhanden. Obgleich nun diese form schon früher untersucht, auch mit 2 cilien versehene schwärmer der kugelsporangien beobachtet waren, gelang es mir erst in den letzten wochen meines aufenthaltes in Buitenzorg, bei einer abermaligen durchsicht, fälle von kopulirenden schwärmern zu bemerken. Und in der that so oft in der zeit — ende januar bis mitte februar — thallusstückchen unter dem mikroskop befeuchtet und ihre sporangien zum ausschwärmen gebracht wurden, zeigten sich fälle von kopulation. Ob nur die aus verschiedenen sporangien stammenden schwärmer sich vereinigten oder auch solche aus ein und demselben sporangium, vermochte ich nicht sicher zu entscheiden, da die winzigen thallusstückchen so dicht mit sporangien besetzt waren, dass ich vergeblich suchte, ein einzelnes zu isoliren. Dass aber von derselben mutterpflanze stammende individuen mit einander kopulirten, ist sicher.

Über die vereinigung selbst habe ich damals folgende notizen gemacht: Man hat den eindruck, als ob die hautschichten der beiden schwärmer an einander hafteten und trotz verzweifelter anstrengungen beider beteiligten zellen sich nicht immer wieder lösen wollen; hin und wieder gelingt es aber doch noch: Die berührung und darauf folgende verschmelzung erfolgt nicht regelmässig mit den vorderenden, oft mit den seiten oder hinterenden, so dass man z. b. die 2 cilien paare von einander abgekehrt sieht. Oft findet nicht nur die vereinigung von zwei sondern 3 und 4 schwärmern in eines statt. — Liess man nun das ausschwärmen der sporangien im hängetropfen vor sich gehen, so konnte der ganze process bequem beobachtet, und die weiterentwicklung der zur ruhe gelangten schwärmer kontrollirt werden. Da zeigte sich denn, dass nicht nur die kopulations producte entwicklungsfähig waren, sondern ebenso gut auch die nicht zur kopulation gelangten schwärmer. Am rande des tropfens gelangten die einen wie die andern zur ruhe und waren nach verlust der cilien durch ihre grössendifferenzen sehr

deutlich zu erkennen. Leider war es mir nur noch 2 wochen lang möglich, die weiter entwicklung zu verfolgen, da die zeit des aufenthaltes vorüber war. In dieser kurzen zeit trat freilich nur wenig grössenzunahme ein doch konnte die lebensfähigkeit der kopulirten wie nicht kopulirten schwärmer festgestellt werden. Beide bildeten runde, chlorophyllgrüne kügelchen mit kleinen hämatochrom tröpfchen darin verteilt. Schliesslich zeigten einige wenige der kopulations producte eine kleine seitliche vorwölbung, den anfang einer zellreihe.

Es ist also das vorkommen einer „paarung von schwärmsporen“ festgestellt für einige *Trentepohlia* arten von Wille und Lagerheim und für eine — nicht näher definirte — *Phycopeltis* art. Trotz der vielen vergeblichen bemühungen dürfte sich ein gleiches noch für andere species der gruppe ergeben. Ebenso ist aber durch beobachtungen von Caspary, Hildebrand und in den vorstehenden beschreibungen — auch bei Wille <sup>1)</sup> findet sich eine darauf bezügliche angabe — ausgemacht worden, dass die regelmässige verbreitung durch die ohne kopulation keimenden schwärmer aus denselben sporangien geschieht.

Es liegt hier demnach der fall vor, dass ein und derselbe schwärmer sowohl für sich allein entwicklungsfähig ist, als auch mit einem andern gleichartigen schwärmer eine vereinigung eingehen kann, deren product eine gleiche pflanze ergeben würde, wie jeder der 2 komponenten für sich allein hätte thun können. Ein gleiches ist früher von Dodel-Port <sup>2)</sup> beschrieben worden für die mikrosporen von *Ulothrix zonata*. Während dort aber die kopulation die regel bildet, und das keimen ohne solche als ausnahmefall angesehen werden muss, liegen die verhältnisse bei unserer gruppe gerade umgekehrt, das keimen ohne kopulation ist das häufige, fast regelmässige, die kopulation ist der seltene, ausserordentliche fall.

Darin, dass dieser fall an die unterste grenze der sexualität zu verweisen ist, dürfte ein jeder mit mir übereinstimmen, doch

---

1) lc. pg. 431.

2) *Ulothrix zonata*, Pringsheims Jahrbücher f. w. b. 10. pg. 417.

werden die meinungen aus einander gehen darüber, ob der grenzstrich vor oder hinter der gruppe zu ziehen sei. Will man als kriterium der sexualität aufstellen, dass beide komponenten trotz etwai-ger gleichförmigkeit insoweit verschieden sein müssen, dass eine verschmelzung der eigenschaften des einen mit denen des anderen die bedingung der entwicklungsfähigkeit werde, so liegt unser fall offenbar ausserhalb derselben. Will man das aber nicht, so ist die grenze schwer zu ziehen. In unserer familie der Chroolepideen den regelmässigen und häufigen fall der keimung ohne kopulation als parthenogenesis zu bezeichnen <sup>1)</sup> und damit den seltenen fall der kopulation als den eigentlich regel-rechten aufzustellen, halte ich für unrichtig. Man kann eben nicht schematisch die für eine familie vielleicht zutreffenden bezeichnungen ohne genaue prüfung des sachverhaltes weiter über-tragen. Vielmehr glaube ich, dass die hin und wieder vorkom-mende kopulation von schwärmern bei den Chroolepideen als ein recht seltener ausnahmefall zu betrachten ist, dem zunächst keine sexuelle bedeutung zusteht. Es ist quasi ein der sexu-alität vorausgehendes verhältniss, wo ein jeder der 2 kompo-nenten sehr gut ohne den andern hätte zur entwicklung kom-men können, wo aber zu gunsten der entwicklungsfähigkeit des kopulations productes den einzelnen schwärmern gegen-über, vielleicht die grössere masse eine rolle spielen dürfte.

Man wird mir einwenden, dass demnach bei den Chroolepi-deen zweierlei sporangien vorhanden seien, welche eigentlich nur für ein und dieselbe function, die ungeschlechtliche fort-pflanzung, dienstbar seien. Das ist allerdings im wesentlichen meine ansicht, doch muss ich, um dieselbe näher zu begründen, die form der hakensporangien einer näheren prüfung unterziehen.

Die form der hakensporangien ist das wesentlich charakte-ristische für die familie. Dieselben bieten einen von allem bei den algen sonst üblichen, so durchaus verschiedenen anblick, dass sie ohne weiteres als eine neubildung den vorfahren und älteren verwandten gegenüber kenntlich sind. Mit hülfe der

---

2) cf. Wille. lc.



bei *Phycopeltis maritima* gefundenen verhältnisse können wir eine ableitung der hakensporangien von den kugelsporangien unternehmen. Dort bildeten sie das ende einer sich wenig erhebenden zellreihe, die halszelle war noch dem aussehen gewöhnlicher vegetativer zellen ähnlich, nur die doppelt ringförmig verdickte querwand ist auch bei *Phycopeltis maritima* schon vorhanden. Es sind also die unterschiede gegen die z. b. bei *Cephaleuros lävis* gefundenen, das ende einer zellreihe bildenden kugelsporangien nicht allzu gross. Die eine tüpfelung der querwand ist noch von einer 2 ten ringförmigen tüpfelung umgeben, so dass also 2 concentrische, ringförmige zellwandverdickungen resultiren. Aus den anderen *Phycopeltis* und *Cephaleuros* arten lässt sich nun eine, mehr oder minder grosse lücken aufweisende, reihe bilden, in der diese unterschiede gegen die kugelsporangien stetig wachsen; das hakensporangium erhebt sich höher und höher über das substrat und die querwand zeigt immer ausgesprochener diese 2 verdickungsringe; die halszelle nimmt ebenfalls immer mehr ihren hakenförmigen habitus an und durch die vereinigung mehrerer auf gemeinsamer basis wird endlich die endstufe der ausbildung erreicht.

Nun aber fragt es sich, von welchem nutzen ist diese mit so grossem material-aufwande durchgeführte änderung der sporangienform für die pflanze. Es ist das aus den lebensbedingungen derselben zu erklären.

Schon Gobi <sup>1)</sup> fand „das austreten der schwärmsporen hängt nicht mit dem abfallen des zoosporangiums von der subsporangialzelle zusammen. Ich habe das austreten derselben sowohl an abgefallenen als auch an solchen zoosporangien, die noch an der subsporangialzelle hafteten, beobachtet“. Bei Cunningham und bei Ward findet sich keine beobachtung darüber. Die Ward'schen figuren zeigen viele halszellen ohne ihr köpfchen und Cunningham <sup>2)</sup> führt an, dass die entleerten membranen der sporenmutterzellen auf den halszellen sitzen bleiben. In der that findet man bei durchsicht einer grösseren anzahl von ha-

1) lc. pg. 353.

2) lc. pg. 306.



kensporangien viele halszellen, deren sporangienköpfchen abgefallen sein müssen, man trifft aber auch bisweilen ein stadium an, wo der zusammenhang beider zellen äusserlich schon gelöst ist, nur der zweite, innere verdickungsring erhält das köpfchen noch auf der halszelle cf. fig. 3. II und Gobi fig. 30. 31. Endlich trifft man auch in dem haarwald der Cephaleuros pflänzchen die gänzlich abgelösten und niedergefallenen, noch unausgeschwärmten köpfchen selbst hin und wieder an.

Es stellt also die eigenthümliche doppelt ringförmige querwand einen mechanismus dar, der die loslösung des noch unausgeschwärmten sporangienköpfchens von der halszelle ermöglicht. Die auf fig. 11. IV. gezeichnete trennungsschichte in dem mittleren verdickungsringe ist der anfang dazu, die trennung wird bald auch in dem äusseren ringe sichtbar. fig. 11. a. IV. Später erfolgt erst die lösung des äusseren dann des inneren ringes. (cf. Gobi <sup>1)</sup> fig. 30. 31) Der wind trägt dann das leichte gebilde überallhin und sobald ein wenig regen eintritt, schlüpfen die schwärmer aus, ein neues dasein zu beginnen.

Die bedeutung der hakensporangien ist demnach einmal, die mutterpflanze von den genügend herangereiften sporangien zu entlasten, auch wenn regen auf sich warten lassen sollte, andererseits aber dem arten kreise eine verbreitung zu geben, welche jede andere weit hinter sich lassen muss, und welche den in dieser gestalt durch keine äussern umstände gefährdeten organismen die schnelligste weiterentwicklung bei genügender feuchtigkeit sichert. Die erwerbung der hakensporangien ist also eine durch die lebensweise gezüchtete und für die verbreitung der „luftalgen“ sehr förderliche anpassung an das medium. Ja, ich glaube noch einen schritt weiter gehen zu dürfen; wer einmal in der lage war, die enorme häufigkeit der Mycoïdeabildungen in den tropen zu sehen, wird sich dieselbe erst dann erklären können, wenn er für die annahme einige wahrscheinlichkeit gefunden hat, dass jeder windstoss viele tausende ihrer

1) Die Gobischen abbildungen sind völlig correct, doch ist die beschreibung von doppelten dem ganzen köpfchen eigenen membranen, von denen sich erst die äussere dann die innere löse, auf die 2 verdickungsringe zurückzuführen.

hakensporangien gleich pilzsporen überallhin zu tragen vermag. Dass, falls im richtigen reifezustand wasser mit dem fest-sitzenden sporangienköpfchen in berührung tritt, die schwärmer entleerung auch am standorte selbst, ohne loslösung erfolgen kann, ändert an der allgemeinen bedeutung derselben nichts.

Ein ganz analoger fall ist für die pilze <sup>1)</sup> lange bekannt. Bei vielen Peronosporeen werden die schwärmer bildenden gonidien ebenfalls als ganzes von ihren gonidienträgern losgelöst, und vom winde verbreitet, um an andern orte ihre schwärmer zu entlassen. Während aber bei unseren algen wenigstens die möglichkeit gegeben ist, am standorte selbst zur entleerung der schwärmer zu gelangen, ist bei *Phytophthora* und *Cystopus* z. b die schwärmerbildung am gonidienträger geradezu unmöglich.

Bei Ward <sup>2)</sup> finden sich über die hakensporangien einige angaben, die mit obiger darstellung nicht ganz im einklang stehen. Zunächst wird dort die bildung der doppelt getüpfelten querwand in der weise dargestellt, dass bei abschnürung der kopfzelle in der mitte eine verbindung bleibe, die erst bei der vollständigen reife durch eine dünne membran geschlossen würde. Die schwierigkeit findet Ward offenbar in dem inneren verdickungsring, der ihm eine zeitweilige unterbrechung der querwandbildung wiederzugeben scheint. Offenbar haben ihm nicht alle stadien der entwicklung vorgelegen <sup>3)</sup>, welche ja die cellulose ansätze als nachträgliche verdickungen sehr deutlich erkennen lassen. fig. 3. II.

Ferner beschreibt Ward ebendort, dass die unverletzten, grossen hakensporangien durch die grössere oder geringere turgeszenz ihrer hakenförmig gebogenen halszelle im stande seien, bei feuchtem wetter ihre sporangienköpfchen weiter hinauszustrecken, sie bei trockenem wetter zusammen zuneigen, so dass sie die basalzelle dicht umgeben. Freilich findet man bei einer durchsicht zahlreicher hakensporangien die einzelnen hals-

1) De Bary. Pilze. pg. 148. 149.

2) Ward lc. pg. 97.

3) lc. in this way only I kan explain the constant appearances.

zellen sowohl wie die kopfzellen in der verschiedensten weise inserirt. Die halszellen stehen bald fast seitlich von der basalzelle ab, bald stehen sie senkrecht in die höhe; auch die biegun g derselben ist ausserordentlich verschieden, von einem förmlichen zusammenknicken, wie Ward es zeichnet, bis zur leichtesten krümmung alle übergänge zeigend. Ebenso ist an dem sporangienköpfchen die aufquellende papille, die das ausschlüpfen der schwärmer schliesslich ermöglicht, bald oben am scheitel, bald an der dem substrat zugewandten spitze vorhanden, und der ansatz der tüpfelwand liegt bald an einer langen seite bald an einem der beiden pole der eiförmigen kopfzelle. Das sind meines erachtens die der oben angeführten vermeintlichen bewegungsfähigkeit zu grunde liegenden thatsächlichen verhältnisse. Eine wirkliche bewegung einer und derselben halszelle habe ich aber niemals feststellen können. Auch würde zu bedenken sein, dass dann die in wasser liegenden hakensporangien, deren zellen doch vollen turgor besässen, stets ein und dieselbe lage zur basalzelle annehmen müssten, dass aber bei einem zusatz von glycerin die plötzliche turgorverminderung ein zusammenneigen aller halszellen hervorrufen müsste. Es ist mir nicht gelungen, einen der beiden fälle zu beobachten.

Die allerdings nicht besonders starke zellwand der halszellen ist doch wohl zu widerstandsfähig, um auf alle turgor schwankungen derartig zu reagiren. Ein wirklicher nutzen einer solchen bewegungsfähigkeit für die pflanze will mir ausserdem nicht einleuchtend erscheinen.

Die oben schon erwähnten auf den basalzellen sitzen gebliebenen halszellen, deren kopfzellen abgefallen sind, gewähren einen eigenthümlichen anblick. fig. 3. II. 11 b. IV. Ward. fig. 29. 37. Die früher in einer ebene liegende querwand ist stark nach aussen vorgewölbt und zwar liegt diese ausdehnung der membran stets in dem äusseren tüpfelringe; es ist die dünne, ringförmige wandstelle gedehnt, die verdickten partieen sind unverändert geblieben. Es ist diese constant wiederkehrende erscheinung wohl als folge des in der halszelle herrschenden

turgordruckes aufzufassen, der die dünnste membranstelle auftreibt, nachdem die den gegendruck ausübende kopfzelle losgelöst ist. Ob dieser turgor der halszelle bei der entfernung des sporangienköpfchens etwa noch eine rolle spielt, vermag ich nicht anzugeben. Ebenso fehlt es mir an einer befriedigenden erklärung für die niemals fehlende krümmung der halszelle; höchstens könnte man annehmen, dass die oft grosse anzahl der auf einer basalzelle vereinigten sporangienköpfchen sich dadurch ausweichen.

Nach dieser betrachtung kehren wir zu den kugelsporangien zurück. Man mag sich die verwandtschaft der Chroolepideen denken, wie man will, stets wird man auf im wasser lebende vorfahren zurückkommen. Ist soeben den hakensporangien nachgewiesen, dass sie eine mit der lebensweise zusammenhängende erwerbung seien, so sind die kugelsporangien das von den vättern ererbte. Ob man annimmt, diese väter hätten eine ausgeprägte sexualität besessen, diejenige unserer gruppe sei wiederum reduciert, oder ob man dieselbe als noch rudimentär und in steigender entwicklung begriffen darstellen möchte, ist zunächst nebensächlich; jedenfalls sind die kugelsporangien, von gelegentlichen kopulationen abgesehen, im wesentlichen auch als asexuelle fortpflanzungsorgane anzusehen.

Sie sind stets in der region gelegen, welche am besten capillar oder durch die lage mit feuchtigkeit ausgestattet ist. (cf. *Trentepohlia maxima*, *cyanea*, *Phycopeltis Treubii*, *Cephaleuros* arten.) Für die öffnung erfordert ihre sehr grosse cellulose papille wesentlich grössere mengen wasser als diejenige der hakensporangien (fig. 11 a. IV.), bei wasserkultur endlich gehen die anlagen der hakensporangien zu grunde oder wandeln sich in kugelsporangien um (*Cephaleuros albida*, *minima*); kurz, alles in allem sind die kugelsporangien mehr dem leben im wasser angepasst, die hakensporangien dem in der luft.

Der niedrigsten form, welche bei trockenheit einen losen staub darstellt, dessen bestandteile, die vegetativen zellen selbst, leicht durch jeden wind hin und her getragen werden, fehlen die hakensporangien; aber eine jede zelle ist früher oder später



im stande sporen zu erzeugen. Auch bei den auf dem boden lebenden fadenförmigen und verzweigten formen ist das haken-sporangium nicht entwickelt, sie finden mit dem über den boden hin fliessenden regenwasser ihre verbreitung. Die rinde-bewohnenden formen aber, wie *Trentepohlia uncinata*, *abietina*, die weniger regelmässig von den regengüssen profitiren, nehmen schon die weiterverbreitung durch wind in anspruch, und die blatt-bewohnenden arten dürften nur dadurch ihre weite und allgemeine verbreitung gefunden haben. Alle diese formen aber behalten die kugelsporangien bei, diese gehen in der entwickelungsfolge den anderen vorauf, sie sind die älteren. Wie gross ihr nutzen für die pflanzen ist, wird schwer zu entscheiden sein, er dürfte wohl mit der gesteigerten entwicklung der hakensporangien abnehmen. Sind doch die letzteren nicht nur auf die verbreitung durch wind beschränkt, sondern ebenso gut der entleerung am standorte der mutterpflanze fähig.

Am schlusse angelangt, wird, von allen einzelheiten abgesehen, das eine resultat aus den vorstehenden betrachtungen zu ziehen sein, dass die am eingange kurz skizzierte familie der *Chroolepideae* in der that eine in sich abgeschlossene, eng verwandte gruppe darstellt, die nach allen seiten scharf begrenzt ist.

---

Die folgende kurze zusammenstellung mag vielleicht als bestimmungstabelle einmal einem späteren besucher Buitenzorgs von nutzen sein.

*Chroolepideae*. An der luft lebende, durch den besitz von hämatochrom ausgezeichnete algen, welche aus zellfäden oder zellflächen bestehen und in einzelnen, von den vegetativen mehr oder minder abweichenden, zellen eine grosse zahl, mit stets 2 cilien versehener, schwärmer entwickeln.

a. Zellverband nur fadenförmig.

(worauf ich nicht näher eingehe)

*Trentepohlia*. Mart.<sup>1)</sup>

---

1) Nachdem diese arbeit bereits abgeschlossen war, erhielt ich durch die güte des Herrn H. Grafen zu Solms Laubach eine neue publication zugesandt: P. Hariot, Notes sur le genre *Trentepohlia*. Martius. (extr. du Journ. de Botanique. 1 Nov.



b. Zellenverband flächenförmig auf dem substrate ausgebreitet, mit oder ohne vom substrat abstehenden zellfäden. c.

c. Zellfäden von unbegrenztem spitzenwachstum, mit verzweigungen versehen, Trentepohlia ähnlich. Sporangienbildung im zellfaden wie in der zellfläche aus früher vegetativen zellen.

*Chroolepus non Agardh.*

1. spec. *Chroolepus amboinensis.*

oder:

Zellfäden von begrenztem spitzenwachstum, stets unverzweigt, haarähnlich oder mit 1 sporangien köpfchen abschliessend. d.

d. Zellfläche stets einschichtig, zellfäden, wenn vorhanden, sehr kurz mit einem einzelnen, auf gebogener halszelle sitzenden sporangienköpfchen abschliessend; haare fehlen.

*Phycopeltis* <sup>1)</sup> Millardet.

oder:

Zellfläche ein oder mehrschichtig, zellfäden nach oben zu verjüngt, in eine spitze auslaufend: haare; oder auch an der spitze mit einer aufgebauchten zelle endigend, der mehrere gekrümmte halszellen inserirt sind, deren jede mit einem eiförmigen sporangien köpfchen abschliesst: hakensporangien. In einem fälle endlich derartig gekrümmte halszellen mit sporangienköpfchen an den haaren seitlich befestigt.

*Cephaleuros* Kunze.

---

*Phycopeltis.* Millardet.

Aus einer einschichtigen, unbehaarten zellfläche bestehende chroolepidee. (von der bekannten europaeischen art *Ph. epiphy-*

---

1889—16 Mai 1890.) Die auf dem Vergleiche sehr zahlreichen Herbar materials gründende arbeit giebt eine gute übersicht über die verwickelten verhältnisse dieser gattung; vor allem werden auch mit richtiger kritik die species aquaticae ausgeschlossen.

1) Mit Hansgirg (cf. flora 1889 pg. 59.) und Hariot (lc. pg. 288) muss ich darin übereinstimmen, dass die Hansgirgia de Toni mit der Gattung *Phycopeltis* zu vereinigen ist. Freilich vermag ich mir keine rechte vorstellung der art zu machen, seit von de Wildemann ausgeführt wurde, dass das einzige sichere unterscheidungsmerkmal (die anastomosirenden zellfäden) vorhanden sein, wie auch fehlen darf. cf. bull. soc. roy. de bot de Belgique 1888. pg. 122.

ton sehe ich hier ab.) 2 sporangien formen vorhanden: aus vegetativen zellen hervorgegangene, in der fläche liegende kugelsporangien und auf einer mehr oder minder gebogenen halszelle sitzende, ein wenig über der fläche erhabene hakensporangien.

1. Hakensporangien das ende einer, sich nur sehr wenig erhebenden, zellreihe des flächenförmigen thallus bildend, beliebige flächenzellen zu kugelsporangien werdend. Hämatochrom rothbraun.

Auf *Climacandra obovata*. <sup>1)</sup>

*Phycopeltis maritima*.

oder:

Hakensporangien aus nachträglichen, rechtwinkelig von der zellfläche abstehenden auswüchsen älterer thalluszellen hervorgehend; kugelsporangien meist aus in der fläche bleibenden endzellen der zellreihen gebildet. 2.

2. Hakensporangien ungestielt, nur aus gebogener halszelle und dem sporangienköpfchen bestehend; kugelsporangien länglich oval. hämatochrom gold gelb.

Auf *Connarus oblongus*.

*Phycopeltis aurea*.

oder:

Hakensporangien gestielt, die halszelle einer kurzen vom substrat abstehenden zellreihe aufsitzend. Hämatochrom rothbraun.

Erythroxyton, Memecyton, Diospyros.

*Phycopeltis Treubii*.

### *Cephaleuros* Kunze.

Aus einer (mit ausnahme der jüngsten stadien) behaarten zellfläche bestehende chroolepidee. 2 sporangienformen vorhanden: ausser den mehrköpfigen, langgestielten hakensporangien, noch der zellfläche eingesenkte kugelsporangien, die aus einer umbildung früher vegetativer zellen hervorgingen.

1. Thallus stets einschichtig bleibend. 2.

oder:

Thallus mit rhizoiden auf dem substrat befestigt oder in dasselbe eindringend, mehrschichtig. 3.

1) Die beigesetzten pflanzen namen bezeichnen den fundort im Buitenzorger garten.

2. Die verzweigungen des thallus auf dem blatte sehr unregelmässig, bald fadenförmig auslaufend, bald flächenförmig zusammenschliessend. Zellform lang und schmal. Stielzellen der hakensporangien von auffallender länge und stärke. Hämatochrom roth.

Vitis spec. Beccari sumatra.

*Cephaleuros solutus*.

oder:

Thallus regelmässig, flächenförmig zusammengeschlossen.

Haare nicht weit abstehend, hakensporangien selten.

Kugelsporangien häufig, durch eine tüpfelung mit der nächstälteren flächenzelle in verbindung. hämatochrom gold gelb.

Auf Phrynium pubiger.

*Cephaleuros laevis*.

3. Thallus durch rhizoiden auf dem substrate befestigt, von einer dünnen cuticula überdeckt, welche über den reifen kugelsporangien unregelmässig aufplatzt. 4.

oder:

Thallus parasitisch in das blattgewebe der wirths pflanze eindringend und dasselbe durchwucherend. 5.

4. Haare sehr gross, weisslich oder farblos, inhalts arm. Thallus bildet am rande ungestielte, einköpfige hakensporangien.

Neesia altissima.

*Cephaleuros albidus*.

oder:

Haare reichlich mit hämatochrom gefüllt. Behaarung, umrissform und zellform äusserst variabel.

Auf fast allen bäumen.

*Cephaleuros Mycoidea*.

5. Hakensporangien wie bei den übrigen formen. Thallus besonders unter der epidermis ausgebreitet und von hier aus ins mesophyll eindringend. Hämatochrom gold gelb.

Calathea metallica, Pandanus arten.

*Cephaleuros parasiticus*.

oder:

Hakensporangien an den haaren seitlich, einseitig inserirt, indem jede haarzelle am oberen ende eine seitliche aussackung treibt, welche 2 oder mehr halszellen mit je einem sporangien-

köpfchen trägt. Der thallus an den befallenen blattstellen das abgestorbene blattgewebe völlig ausfüllend.

*Zizyphus Jujuba.*

*Cephaleuros minimus.*

Rostock, August 1890.

## FIGUREN ERKLÄRUNG.

### Tafel I.

- Fig. 1.** *Trentepohlia umbrina*. Bornet. Entwicklungsreihe: reifes sporangium, schwärmer, keimlinge, sporangium. Vergrößerung 235. Die schwärmer. 355.  
**Fig. 2.** *Trentepohlia Jolithus*. Tüpfelbildung. 285.  
**Fig. 3.** *Trentepohlia abietina?* haken-sporangium. 490.  
**Fig. 4—10.** *Trentepohlia maxima*.  
**Fig. 4.** Habitusbild. 52.  
**Fig. 5.** Spitze eines haares. 570.  
**Fig. 6. 7.** Zellen im freien gefundenen exemplare ohne chlorophyll mit dicker, rissiger zellwand. 570.  
**Fig. 8. 9.** Zellen von kultur exemplaren, durchbrechen der dicken zellwände, auftreten von chlorophyll. 570.  
**Fig. 10.** Zur ruhe gelangte schwärmer und daraus erwachsene keimlinge. 570. letzte figur 320.

### Tafel II.

- Fig. 1.** *Trentepohlia moniliformis*. 72.  
**Fig. 2.** *Trentepohlia crassisäpta*. 570. u. 785. schwärmer 230.  
**Fig. 3—5.** *Trentepohlia bisporangiata*.  
**Fig. 3.** Entwicklung des hakensporangium. 230. 3a 115.  
**Fig. 4.** Endzelle eines vegetativen fadens 230.

Ann. Jard. Buit. Vol. X.

- Fig. 5.** Kugelsporangien. 175.  
**Fig. 6.** *Trentepohlia cyanea*. 355.  
**Fig. 6. a.** Zugehöriges kugelsporangium etwa 380.  
**Fig. 7—9.** *Trentepohlia bisporangiata*. Formen der chlorophyllkörper. Fig. 7 u. 9. 1030. Fig. 8. 785.  
**Fig. 10.** *Trentepohlia moniliformis*. Chlorophyllbänder. 785.

### Tafel III.

- Fig. 1—5.** *Phycopeltis Treubii*.  
**Fig. 1.** Habitusbild. 145.  
**Fig. 2.** Querschnitt durch das wirthsblatt, die alge mit hakensporangien zeigend. 175.  
**Fig. 3. u. 4.** Keimlinge verschiedenen alters, die zellen weichen in der mitte aus einander. 392.  
**Fig. 5.** Verteilung von chlorophyll und hämatochrom. Form der chromatophoren. 1070.  
**Fig. 6—8.** *Phycopeltis aurea*.  
**Fig. 6.** Habitusbild. 230.  
**Fig. 7.** Zellfläche mit kugelsporangien. 355.  
**Fig. 8.** Hakensporangien auf dem querschnitt. 355.  
**Fig. 9.** *Phycopeltis maritima*. Hakensporangien. 355.  
**Fig. 10.** *Cephaleuros laevis*. Kugelsporangien. Haare. 490.

## Tafel IV.

- Fig. 1—7. *Chroolepus amboinensis*.  
 Fig. 1. Habitusbild. 145.  
 Fig. 2. Flächenförmiger thallus mit kugelsporangien. 570.  
 Fig. 3. Tüpfelbildung in den querwänden des flächenthallus. 1070.  
 Fig. 4. Fadenförmiger thallus mit kugelsporangien. 785.  
 Fig. 5. Querschnitt durch das blatt mit der alge. 175. Das grössere, dichotom verzweigte fadenstück etwas stärker vergrössert etwa 200.  
 Fig. 6. Fadenstück mit verkümmerten seitenständigen sporangien. 785.  
 Fig. 7. Keimpflanze. 1070.  
 Fig. 8 u. 9. *Cephaleuros laevis*.  
 Fig. 8. Keimling 390.  
 Fig. 9. Querschnitt 175.  
 Fig. 10. *Cephaleuros solutus*. Habitusbild. 175.  
 Fig. 11. *Cephaleuros mycoidea*. Hakensporangium. Basalzelle mit 2 halszellen und kopfzellen 1070.  
 Fig. 11 a. Köpfchen des hakensporangium, trennungswand durchgeföhrt 490.  
 Fig. 11 b. Halszelle nach abfall des köpfchens. 490.  
 Fig. 12. *Cephaleuros laevis*. Anlage des hakensporangium, a. u. c. 355. b. 145.

## Tafel V.

- Fig. 1. *Cephaleuros mycoidea*. Habitusbild. 100.  
 Fig. 2—4. *Cephaleuros albidus*.  
 Fig. 2. Thallusrand 115.

Fig. 3. Bei wasserkultur gebildete zellfäden und kugelsporangium 3 a 100. 3 b 570.

Fig. 4. Form der chlorophyllplatten in diesen zellen. 570.

Fig. 5 u. 6. *Cephaleuros parasiticus*.

Fig. 5. Querschnitt durch die blattrippe von *Calathea metallica* mit einer in die athemhöhle eingedrungenen und dort keimenden schwärmspore. 250.

Fig. 6. Querschnitt durch das blatt von *Pandanus australis* mit dem darin wuchernden thallus. 115.

Fig. 7—10. *Cephaleuros minimus*.

Fig. 7. Querschnitt durch das blatt von *Zizyphus Jujuba* mit dem darin schmarotzenden (grün gehaltenen) thallus 180.

Fig. 8. Querschnitt durch eine der auf der blattunterseite von *Zizyphus Jujuba* sich findenden höhllungen. 125.

Fig. 9. Kugelsporangium. 180.

Fig. 10. Entwicklung der hakensporangien bei wasserkultur. 180.

## Tafel VI.

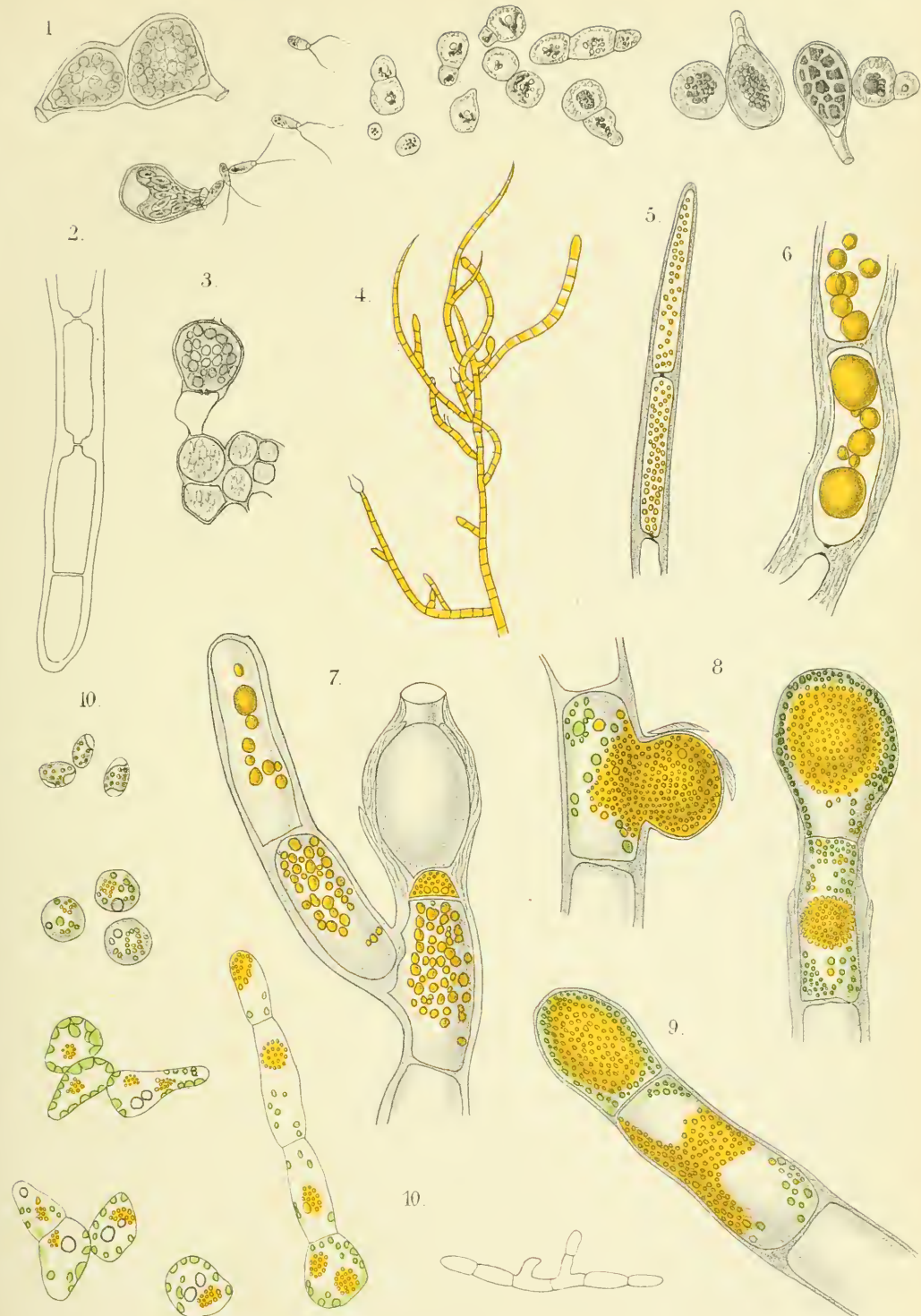
Fig. 1. Photographische aufnahme eines blattes von *Calathea metallica* mit *Cephaleuros parasiticus*. etwa  $\frac{1}{2}$  der natürlichen grösse.

Fig. 2. Photographische aufnahme der blattunterseite von *Pandanus australis* mit *Cephaleuros parasiticus*. etwa  $\frac{1}{2}$  nat. gr.

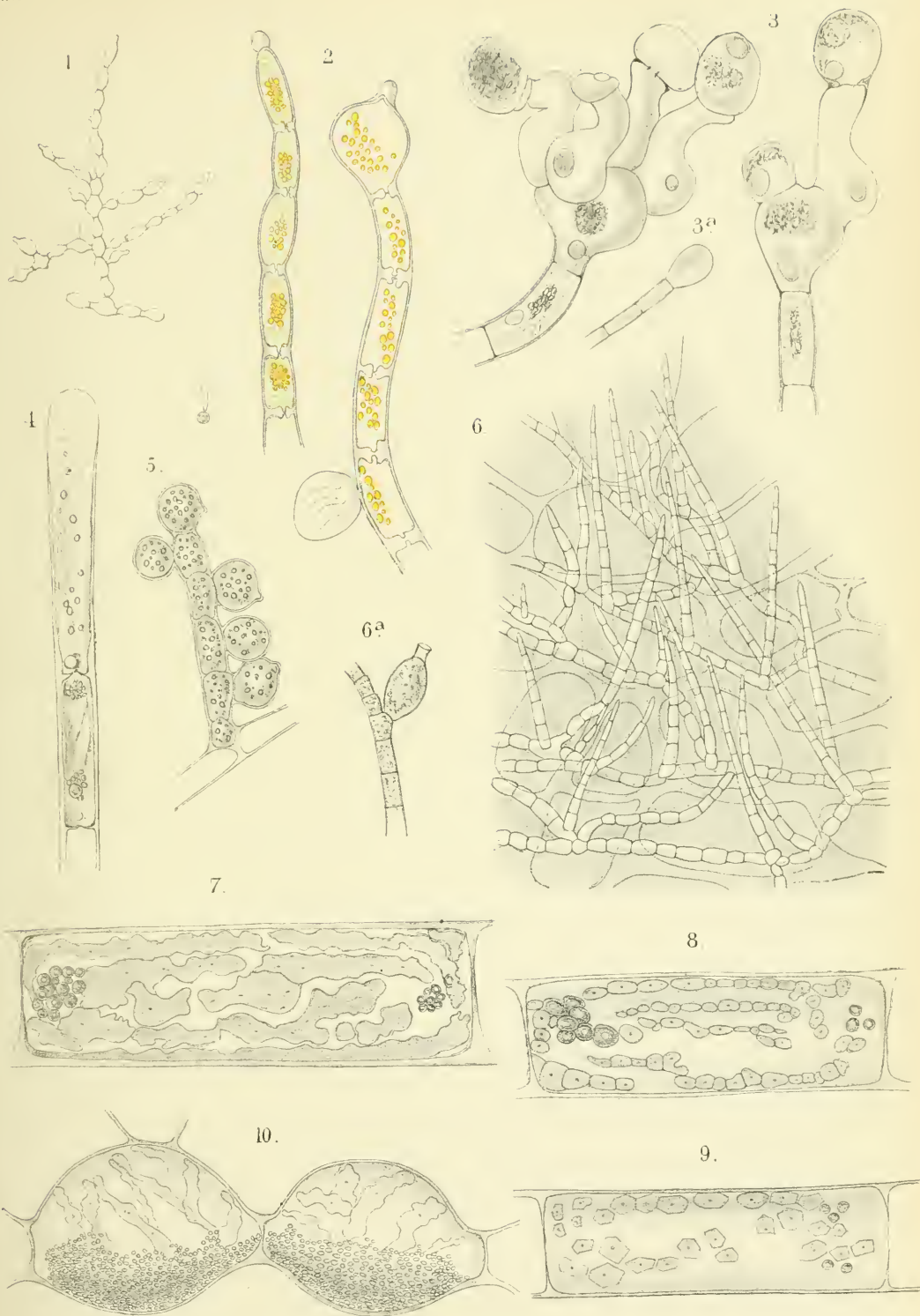
Fig. 3. Zweig von *strychnos nux vomica* mit *Cephaleuros mycoidea*. etwa  $\frac{1}{2}$  nat gr.

Fig. 4. Rindenstück mit räschen von *Trentepohlia moniliformis*. etwa  $\frac{1}{2}$  nat gr.

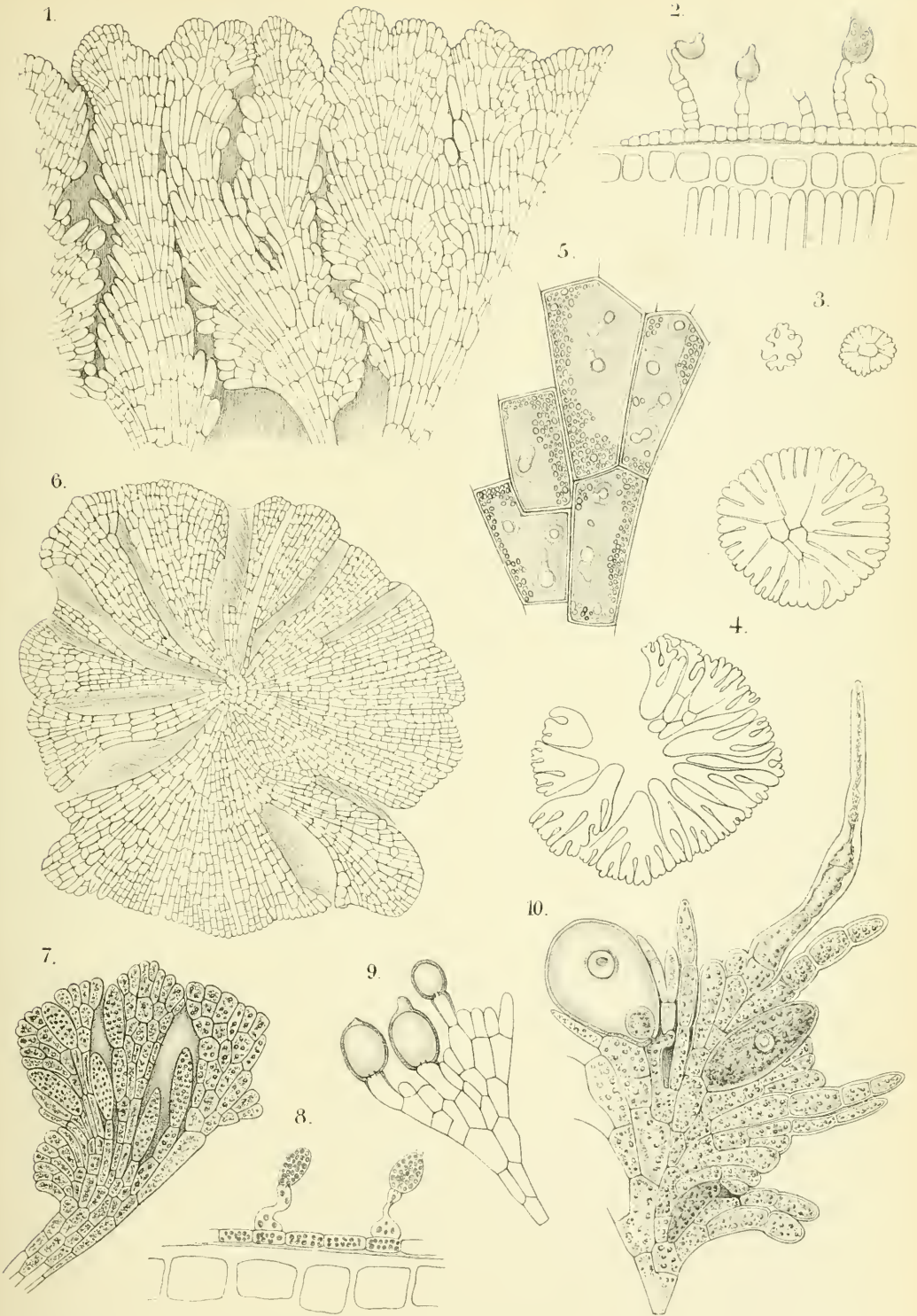






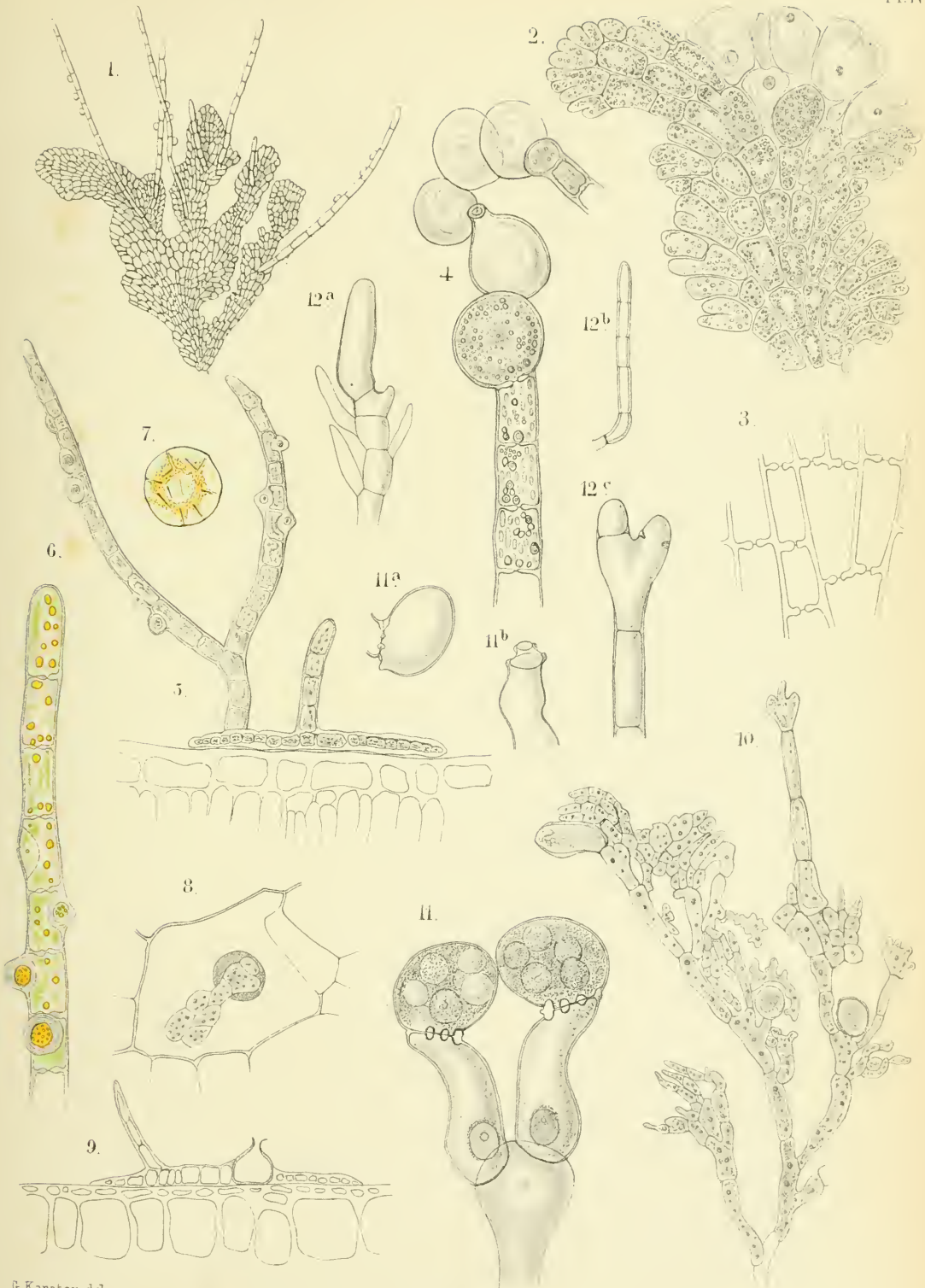










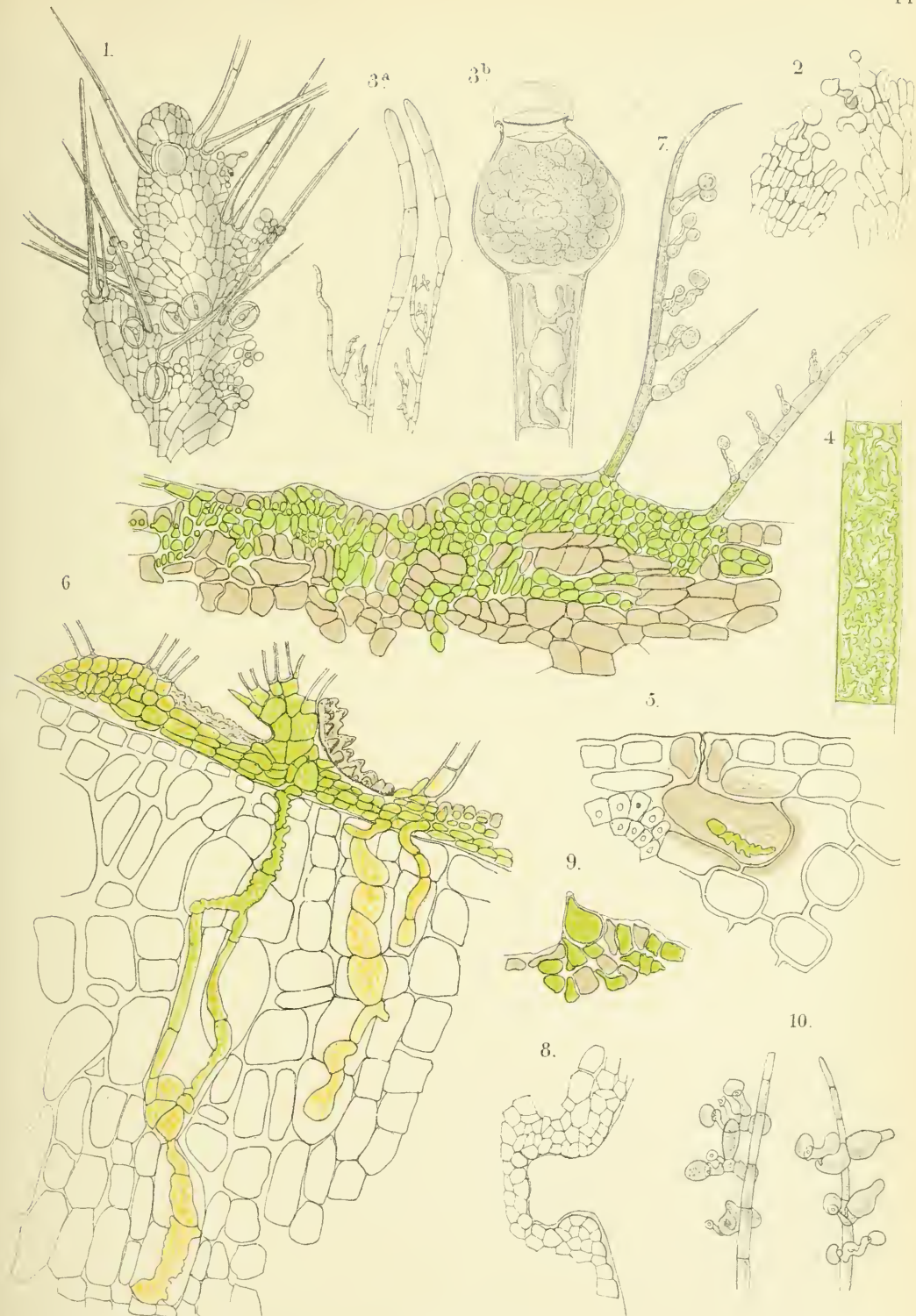


G Karsten del.

P.W.M. Trap impr.

A J J Wendel lith.





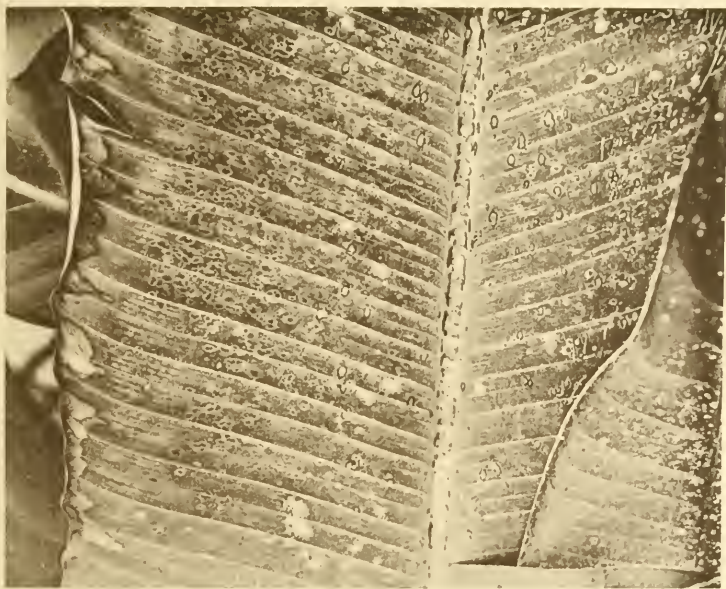
S Korsten del.

RWM Trap impr

A.J.J. Wendel lith









# SARGASSEN VOM INDISCHEN ARCHIPEL.

VON

TH. REINBOLD,

Major a. D. in Kiel.

---

Die Sammlung von Sargassum, welche nur zur Bearbeitung vorlag, entstammte der Ausbeute von Algen, welche Frau A. Weber, van Bosse 1888,89 in Niederländisch Ost-Indien sammelte. Das Material war im grossen Ganzen für die Bestimmung recht günstig, da die Exemplare entweder ganz vollständig oder doch in genügend grossen Fragmenten vorhanden waren; auch fand ich fast überall entwickelte Früchte vor.

In Bezug auf meine Ansicht über die Bestimmung von Sargassen möchte Folgendes zu erwähnen hier nicht überflüssig sein. Bei der grossen Variabilität der einzelnen Theile eines Sargassum und dem oft recht abweichenden Habitus der Formen ein und derselben Art dürfte in manchen Fällen die Bestimmung lediglich auf Grund der, oft sehr knapp gehaltenen, Diagnosen mehr als unsicher erscheinen. Was ferner die Aufstellung neuer Arten betrifft, so halte ich dafür, dass mit grosser Vorsicht zu verfahren und erst dann dazu zu schreiten ist, wenn alle in Frage kommenden, verwandt oder ähnlich erscheinenden, Arten in sicheren, möglichst Original-Exemplaren, zur Vergleichung vorgelegen haben. In manchen Fällen wird dieses aber seine grossen Schwierigkeiten bieten, da die Gattung Sargassum nur sehr ausnahmsweise in relativer Vollständigkeit in einem Herbar anzutreffen ist, und einzelne Arten wohl nur als Unica

augenblicklich existiren möchten. Obgleich mir drei grössere Sammlungen — diejenige der Kieler Universität, die Weber'sche (ehemals Hauck'sche) sowie die Binder'sche, welche letztere gerade in Bezug auf Sargassum sich eines besonderen Rufes erfreut — zur Einsicht zu Gebote gestanden haben, so est es mir hier für zwei Nr. des Materials (N<sup>o</sup>. 1108 und 1110) nicht gelungen, diejenigen Arten zu Gesicht zu bekommen, auf welche den Diagnosen nach die betreffenden Exemplare eventuell zu beziehen gewesen wären. Nach obigen Gesichtspunkten hielt ich es daher für das Geeignetste, dieselben mit erläuternder Diagnose unter denjenigen allgemein anerkannten und scharf ausgesprägten Arten — 3 und 15 der nachfolgenden Liste — vorläufig aufzuführen, in deren Formenkreis dieselben hineinzugehören schienen. Wenn ich auch im Allgemeinen dem Radicalverfahren von *O. Kunze* (Revision von Sargassum und das s. g. Sargasso Meer) in Bezug auf Zusammenziehen der jetzt bestehenden Arten nicht beizustimmen vermag, so dürften doch meines Erachtens demnächst, wenn in berufenen Händen noch ausgiebigeres Material vorhanden, sich Formenreihen und Uebergänge als wahrscheinlich herausstellen, welche die Zahl von pp. 200 Arten, die in dem neuesten Werke über die Gattung (*J. Agardh*: Species Sargassorum Australiae etc., 1889) noch verzeichnet sind, vielleicht nicht unwesentlich reduciren möchten. Zu solchem Resultat dürfte noch beitragen, wenn für weitere Arten fernerhin das constatirt würde, was *Grunow* für einzelne bereits gethan: dass nämlich in ein und derselben (dioecischen) Art die männlichen Receptakel wehrlos, die weiblichen dagegen bewehrt sind, wodurch dann dieses bisher für die Unterscheidung der Arten als wichtig angesehene Unterscheidungsmerkmal mehr oder weniger an Werth einbüssen würde.

### *Sargassum* Ag.

Subgenus V. *Eusargassum* (*J. Ag.*, Species Sargassorum Australiae pp. Stockholm, 1889. Svensk. Ventens. Acad. Handl., Band 23, N<sup>o</sup> 3).



A. *Carpophyllae*. (J. Ag. l. c.)

1. *S. flavicans* (Mert.) Ag. J. Ag., Spec. Alg., I. p. 304.

*S. aemulum* Sonder, Alg. Trop. Austr. p. 8. ? (sec. J. Ag., Spec. Sarg.)

Nº 794. Maros (Celebes).

Bisher bekannt aus dem tropischen Australien, dem Rothen Meere und aus Polynesien.

Form mit etwas kleineren Luftblasen als gewöhnlich.

2. *S. tenue* J. Ag., Spec. Alg. p. 303.

*S. gracile* Grev. in Annals and Magazine of Natural History, II. Ser. Vol. III. t. 11. (sec. J. Ag., Spec. Sarg.)

Nº 3. Golf von Aden (treibend).

Bisher bekannt aus Vorder-Indien.

B. *Acanthocarpicae*. (J. Ag., Spec. Sarg.)

3. *S. ilicifolium* (Turn., Hist. Tab. 51.) J. Ag., Spec. Alg. p. 318. *Carpacanthus ilicifolius* Kütz., Tab. Phyc., XI. t. 46.

*S. squarrosus* Grev. in Ann. and Magaz. Vol. III. p. 254. t. 10 (sec. Grunow in Askenasy, Forschungsreise der Gazelle. Algen, p. 27.)

Bisher bekannt von den Sunda-Inseln und der Afrikanischen Ostküste. (? Ostindien.)

Nº 1108. Endeh (Flores).

*S. ilicifolium*; forma:

Caule...? rachidibus ramorum teretiusculis parum compressis, ramulis quoquoversum exeuntibus; foliis parvis, c. 1 cent. longis, rigidis fere coriaceis, inferioribus rotundato-oblongis subintegris repando-dentatisve, superioribus cuneato-obovatis oblongisve obtusis, subintegris vel saepius in superiore parte acute dentatis et interiore margine subexcisis, parce et inconspicue glandulosis ecostatis vel costa infra medium evanescente instructis; vesiculis ellipsoideis submarginatis, junioribus apiculatis, adultioribus Pisum magnitudine vix aequantibus; receptaculis initio in axilla solitariis mox decomposito-ramosis ser-ratis. Planta feminea!



Die Bestimmung der vorliegenden Pflanze möchte ich nur mit einer gewissen Reserve geben. In Bezug auf Rigidität steht dieselbe der f. *Lasgoriensis* Grun. nahe, dürfte im Uebrigen aber nicht unschwer mit *S. squarrosus* Grev. zu identificiren sein, welche Art J. Agardh in Spec. Sarg. zu *S. biserrula* zieht.

Zeigte nicht die fragliche Alge gezähnte (weibliche) Receptakel, so würde man vielleicht versucht sein, in derselben eine Form von *S. aquifolium* zu sehen, welche Art im ganzen Habitus mit *S. ilicifolium* grosse Ähnlichkeit besitzt, nur dass die weiblichen Receptakeln jener unzweifelhaft wehrlos sind. Schliesslich ist zu bemerken, dass die vorliegende Pflanze zu einem Vergleich mit *S. obovatum* Harv. (Alg. Telf. N<sup>o</sup> 3) J. Ag., Sp. Alg. p. 346, Spec. Sarg. p. 89, und *S. lophocarpum* J. Ag., Spec. Sarg. p. 93, auffordert, von welchen beiden Arten Original-Exemplare zu sehen, mir leider nicht gelungen ist. Aus den Diagnosen scheint mir hervorzugehen, dass dieselben — besonders *S. lophocarpum* — dem *S. ilicifolium* sehr nahe stehen.

*Var. duplicatum.* J. Ag., Spec. Alg. p. 318.

? *S. duplicatum* Bory. N<sup>o</sup>. 1092 Sikka.

Bisher bekannt von Ceylon, den Molukken, aus Polynesien.

4. *S. cristae-folium* Ag., Spec. Alg. p. 13. J. Ag., Spec. Alg. p. 325.

N<sup>o</sup>. 1061. 1129 Sikka (Flores).

» 1017 Reo (Flores).

» 1112. 1113 Endeh (Flores).

» 917 Bira (Celebes).

» 1204 Birakeke (Celebes).

Bisher bekannt von Ceylon, Manila, den Comoren.

In Bezug auf diese Art und die Var. der vorhergehenden bemerke ich Folgendes:

In Spec. Sarg., p. 90, stellt J. Agardh eine neue Art auf, *S. duplicatum*, welche *S. ilicifolium* v. *duplicatum*, *S. cristae-folium* Harv., Alg. Telf. und *S. Pfeifferae* Grun. (Fidschi Ins. p. 5) umschliesst. Ebenda, p. 91, wird für *S. cristae-folium* Ag. als Synonym *S. ilicifolium* Harv., Alg. Ceyl. N<sup>o</sup>. 103, aufge-

führt, während *S. cristaeifolium* v. *condensatum* Sonder (Alg. Trop. Austr. N<sup>o</sup>. 15) unter *S. berberifolium* sich findet, wozu auch (p. 123 unten) *S. duplicatum* Bory gezogen wird. Alle eben angeführten Arten, welchen auch wohl *S. crassifolium* J. Ag. beizugesellen ist, bilden eine natürliche Gruppe, ausgezeichnet dadurch, dass das Blatt, (nicht etwa als gelegentliche *forma luxurians*) eine Duplicatur zeigt, und zwar entweder des eigentlichen Blattrandes selbst, oder indem auf der Blattfläche mehr oder weniger unterhalb des Randes gleichsam ein zweites Blatt sich zu entwickeln beginnt. Unter Umständen erhält die Pflanze hierdurch ein *Turbinaria*-artiges Aussehen. Grad und Ausdehnung dieser Duplicatur scheinen sehr wechselnd zu sein. Ohne Kenntniss der schwer zu beschaffenden Original-Exemplare, auf welche J. Agardh die oben angeführten Arten basirt hat, lediglich aus den gegebenen Diagnosen und Bemerkungen heraus, dürfte es sehr schwer halten, *S. duplicatum* J. Ag. genügend sicher und scharf von den ähnlichen Arten zu unterscheiden. Ich habe daher diese neue Art gänzlich ausser Acht gelassen und bei Bestimmung der mir vorliegenden Pflanzen mich nur an die älteren Bezeichnungen und Diagnosen gehalten. Nach meiner unmassgeblichen Ansicht dürfte sich *S. cristaeifolium* Ag. von *S. ilicifolium* v. *duplicatum* durch die dickeren, fast lederartigen, Blätter, wenig sichtbare Poren und den dichtgedrängten, trugdoldigen Fruchtstand unterscheiden, welcher bei *ilicifolium* v. *duplicatum* lockerer und mehr traubig ist. (N<sup>o</sup>. 1113) Ausserdem dürfte bei letzterer Art mehr von einer Duplicatur des Blattrandes selbst zu sprechen sein, während bei *cristaeifolium* schon mehr eine Duplicatur der Blattfläche eintritt. Ich bemerke noch, dass im Kieler Univ. Herbar sich ein *S. duplicatum* Bory (teste Bornet) vorfindet, welches der N<sup>o</sup>. 1092 von Sikka sehr ähnlich ist.

5. *S. microcystum* J. Ag., Spec. Alg. p. 323; Kütz., Tab. Phyc., XI. t. 6. N<sup>o</sup> 1004. Sikka (Flores).

Bisher bekannt von Singapore, China, den Philippinen, dem tropischen Australien.

Steriles Fragment mit den charakteristischen Blättern, ge-

häuften, aber etwas grösseren Luftblasen als an der typischen Form.

6. *S. ambiguum* Sonder, Alg. Trop. Austr. p. 9.

Nº 951. Macassar.

Bisher bekannt aus der Sunda-Strasse, dem tropischen Australien und von Singapore.

Diese Art wird von Sonder l. c. dem *S. myriocystum* nahe gestellt, von J. Agardh in Spec. Sarg. mit? unter *S. parvifolium* aufgeführt, während ein Fragment von Singapore im Herb. Weber von Grunow's Hand die Bezeichnung trägt: *S. (polycystum v.) ambiguum v. tephrophylla* Grun. Das vorliegende Exemplar trägt an der Spitze und am Rande schwach gezähnte Receptakel, und erinnert der Fruchtstand an die *Carpophylleen*. Meines Erachtens dürfte dasselbe *S. myriocystum v. laevior* Sonder l. c. p. 10 nahe stehen. In Bezug auf die Grunow'sche Bezeichnung bemerke ich, dass derselbe *S. polycystum* (Forschungsreise der Gazelle, p. 26) für eine dioecische Art hält mit wehrlosen männlichen und stacheligen weiblichen Receptakeln. An der vorliegenden Pflanze fand ich wenige Receptakel ausgebildet, und diese weiblich.

7. *S. Binderi* Sonder, J. Ag., Spec. Alg., I. p. 328; Sonder, Alg. Trop. Austr. p. 11.

Nº. 730. 1204. Ins. Enkhuizen b. Batavia.

„ 978. Macassar.

Bisher bekannt von Singapore, Macassar, den Philippinen, aus der Sunda-Strasse, dem Chinesischen Meere, von Batavia, aus dem tropischen Australien.

### *C. Malacocarpicae.* (J. Ag., Spec. Sarg.)

8. *S. siliquosum*. J. Ag. Spec. Alg. p. 316; Spec. Sarg. t. 10.

? *S. ornatum* Grev. in Ann. and Magaz., Vol. III. t. 4. (sec. J. Ag., Spec. Sarg.)

Nº. 949. Macassar.

Bisher bekannt aus Singapore, China, Batavia, von den Philippinen.

9. *S. plagiophyllum* (Mert.) Ag., J. Ag., Spec. Alg. p. 309; Spec. Sarg. t. 12.

Nº. 570. Padang (Sumatra).

Bisher bekannt aus der Strasse von Malacca.

10. *S. Boveanum*, J. Ag., Spec. Alg. I. p. 333, Spec. Sarg. p. 115.

Nº. 2. 4. Golf von Aden.

Bisher bekannt aus dem Rothen Meere und von der Ostküste Afrika's.

11. *S. concinnum* Grev., J. Ag., Spec. Alg., I. p. 333.

*S. divaricatum* Grev. in Ann. and Magaz., Vol. III. t. 10. (sec. J. Ag., Spec. Sarg.)

Nº. 902. Balangnipa (Celebes).

Bisher bekannt aus Vorder-Indien.

12. *S. Grevillei*, J. Ag., Spec. Alg., I. p. 336.

*S. porosum* Grev. in Ann. and Magaz., Vol. III. t. 4. (sec. J. Ag., Spec. Sarg.)

Nº. 902. Treibend bei Balangnipa (Celebes).

Bisher bekannt aus Vorder-Indien, von Java, Borneo, den Natuñas-Inseln.

13. *S. polycystum* Ag., J. Ag., Spec. Alg., I. p. 310. *S. brevifolium* Grev. in Ann. and Mag., Vol. III. t. 4. (sec. J. Ag., Spec. Sarg.)

Nº. 831. Pare-Pare (Celebes). Männliche Pflanze!

Bisher bekannt von Mauritius, Singapore, Batavia, Cochinchina, den Philippinen, aus der Sunda-Strasse.

14. *S. spathulaefolium* J. Ag., Spec. Alg., I. p. 330.

*S. virgatum*  $\beta$  majus, Ag., Syst.

*S. Swartzii* var. *hybrida* et v. *subopposita*, Picc., Alg. Erit. (sec. J. Ag., Sp. Sarg.)

Nº. 1109. Endeh (Flores).

Bisher bekannt von Ceylon, Java, Vorder-Indien, aus dem Rothen Meere.

15. *S. aquifolium* (Turn., Hist. Tab. 50), J. Ag., Spec. Alg. p. 330, J. Ag., Spec. Sarg. p. 102, Kütz., Tab. Phyc., XI. t. 3.

*S. herbaceum* l. c. t. 2 (planta junior)? *S. obovatum* Grev. in Ann. and Magaz., Vol. III. p. 216. t. 9. *S. densifolium* v. *subcompressa* Grun. in Picc., Alg. Eritr. (planta fertilis robustior)?

*S. virescens* De Not. (planta junior).

Bisher bekannt von den Sunda-Inseln, aus dem Persischen Meerbusen und dem Rothen Meere.

Nº. 1110. Endeh.

*S. aquifolium*, forma:

Caule . . . ? rachidibus ramorum complanatis, ramulis distiche exeuntibus; foliis densis rigidis parvis, c. 1 cm. longis, ex oblique-cuneata basi obovatis oblongisve, obtusis, saepe interiore margine subexcisis, in superiore parte acute dentatis, sparse sed sat conspicue glandulosis, costa infra medium evanescente instructis; foliis superioribus integriusculis; vesiculis ellipsoideis, magnitudine Pisum vix aequantibus, junioribus apiculatis et submarginatis; receptaculis axillaribus cymoso-ramosis inermibus verrucosis.

Die von J. Agardh (in Spec. Sarg.) angeführten Synonyme zeigen die Vielgestaltigkeit der Art. Nach demselben, l. c., sind die Luftblasen elliptisch, nicht kugelig, wie Turner dieselben abbildet und in Spec. Alg. angegeben wird. Kützing zeichnet die Blätter mit durchgehendem deutlichen Nerv, während gerade fehlender oder wenig sichtbarer Nerv unzweifelhaft die Blätter von *S. aquifolium* characterisiren. Die vorliegende Pflanze hat Ähnlichkeit mit *S. obovatum* Grev. sowie mit *S. densifolium* Zanard, und dürfte jedenfalls in den Formenkreis von *S. aquifolium* gehören. Zu bemerken ist, dass Sonder, Alg. Trop. Austr. *S. obovatum* Grev. mit bewehrten Receptakeln aufführt — während Greville unbewehrte zeichnet — woraufhin wohl J. Agardh in Sp. Sarg. p. 93 die Sonder'sche Alge mit ? unter *S. lophocarpum* J. Ag. aufführt, welche der Diagnose nach eine gewisse Ähnlichkeit mit unserer Pflanze und derjenigen sub 3 darbietet. Erstere hat aber durchaus wehrlose Receptakel, welche ich nur weiblich gesehen habe.

---



# BEITRÄGE ZUR KENNTNISS DER MYRMECO- PHILEN PFLANZEN UND DER BEDEUTUNG DER EXTRANUPTIALEN NECTARIEN

VON

W. BURCK.

---

Von den biologischen Fragen des heutigen Tages, die der Beantwortung harren, giebt es wohl wenige, die so ungemein die allgemeine Aufmerksamkeit gefesselt haben wie die Frage über die wechselseitigen Beziehungen von Pflanzen und Ameisen, wie sie sich im Laufe der Zeit entwickelten und worüber Delpino, Belt, Beccari u. A. höchst interessante Thatsachen zu Tage gefördert haben.

Diese Beziehungen weisen auf eine Bundesgenossenschaft hin, die zwischen den Pflanzen und Ameisen zum Zwecke gegenseitiger Dienstleistungen geschlossen worden ist — und zwar von Seite der Pflanze durch Darbietung von Nahrung und oftmals auch von Wohnung an die Ameisen, wogegen die letzteren die Beschützung der Pflanze gegen ihre Feinde auf sich genommen haben.

Das Interesse für die Symbiose ist noch wesentlich durch die kritischen Untersuchungen gesteigert worden, welche Prof. Schimper über einige dieser sogenannten myrmecophilen Pflanzen des tropischen Amerika mittheilte, eine Arbeit, welche

weniger durch die neuen darin mitgetheilten Thatsachen von Bedeutung ist, als vielmehr durch die streng methodische Behandlungsweise, sowie die Erkennung der Bedeutung dieser Myrmecophilie vom biologisch-systematischen und pflanzengeographischen Standpunkt.

Einige Beobachtungen, welche ich im botanischen Garten zu Buitenzorg auf Java, sowie auf kleineren Streifzügen in die dortige Umgebung machte, haben mich in den Stand gesetzt, auf diesem Gebiet weiteres Material zu sammeln, das ich nun, zu einem Ganzen vereinigt, dem Urtheil des Lesers glaube unterbreiten zu können.

Ich halte es für unnöthig, meinen Mittheilungen eine ausführliche Uebersicht über die Geschichte des hier behandelten Untersuchungsgebietes vorzuschicken.

Der sich dafür interessirende Leser findet eine solche in sehr anziehender Weise mitgetheilt in dem Proemio des Werkes von Delpino <sup>1)</sup> sowie in Schimper's Broschüre über seine Untersuchungen während seines Aufenthaltes im tropischen Amerika <sup>2)</sup>.

Eine vollständige Anführung der Litteratur findet man ausser in genannter Arbeit von Schimper noch in Huth's „Ameisen als Pflanzenschutz“ und „Myrmecophile und Myrmecophobe Pflanzen“ <sup>3)</sup>, welche letzteren Broschüren eine vollständige Aufzählung aller derjenigen Pflanzen bis zum Jahre 1887 enthalten, die nach den verschiedenen Forschern als zu den myrmecophilen Pflanzen gehörig zu betrachten sind.

Ich will mich allein darauf beschränken, eine kurze Auseinandersetzung des gegenwärtigen Standpunktes über den Nutzen und die Bedeutung der extranuptialen Nectarien zu geben, über welche unsere Kenntniss durch die Untersuchungen von Schimper ansehnlich bereichert worden ist. Am Schluss meiner Mit-

---

1) Delpino, Funzione mirmecofila nel regno vegetale. Prodomo d'una Monografia delle piante formicarie.

2) Schimper, Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika.

3) Sammlung naturwissenschaftlicher Vorträge, herausgegeben von Ernst Huth, III. Frankfurt a. O., 1886 und VII. Berlin, 1887.

theilungen werde ich noch Gelegenheit haben, hier und dort auf einige historische Punkte des Gegenstandes zurückzukommen <sup>1)</sup>).

Unter allen, oftmals sehr eigenthümlichen und auseinandergehenden Erklärungsweisen, die man in Betreff der Bedeutung und des Nutzens der extranuptialen Nectarien zu geben versucht hat, hat die Annahme, dass diese Organe zum Anlocken der Ameisen dienen — welche letzteren wiederum als Gegendienst die jungen Blätter gegen die Larven vieler Insecten in Schutz nehmen sollten — dies zugleich für sich, dass dieselbe verschiedene Erscheinungen bezüglich dieser Organe auf ausgezeichnete Weise zu erklären vermag.

Diese Erklärungsweise, die zu gleicher Zeit und unabhängig von einander bereits 1874 Delpino und der amerikanische Biologe Thomas Belt gaben, wurde durch den Erstgenannten in ausführlicher Weise dargelegt und vertheidigt, wobei derselbe zugleich die Erklärungsweisen anderer Forscher betreffs dieser Organe als unrichtig zurückwies.

Schimper, der sich sofort durch diese Erklärung angezogen fühlte, unterwarf dieselbe einer eingehenden und kritischen Untersuchung, ausgehend von der Annahme, dass die extranuptialen Nectarien erst dann bestimmt als Anpassungsformen zu betrachten seien, welche den Zweck haben, Ameisen anzulocken, die wiederum die Pflanze ihren Feinden gegenüber in Schutz nehmen sollen, wenn bewiesen worden ist:

1. Dass der Ameisenbesuch den Pflanzen mit extranuptialen Nectarien einen solchen Schutz gewährt, dass bei Ausbleiben desselben eine weit grössere Anzahl Stöcke zu Grunde

---

1) In der Litteraturübersicht von Schimper's. »Wechselbeziehungen u. s. w.« sind allein noch die folgenden, nach Erscheinen der Broschüre veröffentlichten Arbeiten nachzutragen:

K. Schumann. Einige neue Ameisenpflanzen. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. XIX. 1888. pag. 357—421.

Frederico Delpino. Funzione mirmecophila nel regno vegetale. Parte seconda. Bologna, 1888.

R. von Wettstein. Ueber die Compositen der oesterreichisch-ungarischen Flora mit zuckerabscheidenden Hüllschuppen. Sitzungsber. der K. K. Akad. der Wissensch. Wien. Bd. XCVII, Abth. 1. 1888, pag. 570—589. (Bot. Centralblatt, Bd. XXXVI. 1888. p. 265.

K. Schumann. Einige weitere Ameisenpflanzen. Abhandl. des bot. Vereines Brandenburg, XXXI. Sitz. vom. 14 Dec. 1888.

gehen oder in ihrer Blüthen- und Samenbildung beeinträchtigt werden, als bei Anwesenheit solcher.

2. Dass die extranuptialen Nectarien nicht eine andere Function in der Pflanze verrichten und als für dieselbe entstanden zu betrachten sind.

Eine derartige Beweisführung war um so nöthiger, als bisher nur auf Grund des Ortes, an welchem die Nectarien sich auf der Pflanze vorfinden, eine Folgerung in Bezug auf ihren biologischen Character gezogen worden war.

Obgleich der erste der von Schimper angeführten Punkte wegen dessen kurzen Aufenthaltes in Amerika, wodurch ihm die Gelegenheit entzogen war, die Richtigkeit auf experimentellem Wege festzustellen, nicht vollkommen beantwortet werden konnte, so wird doch Niemand, der die ausführlichen Mittheilungen in Betreff des Schutzes, den die Pflanzen durch die Ameisen gegen die Blattschneider geniessen, kennt, daran zweifeln, dass in diesser Richtung angestellte Experimente die Gewissheit dieser Thatsache nur befestigen können.

Was die Beantwortung des zweiten Punktes anbetrifft, die mir noch viel wichtiger zu sein scheint, so hat Schimper auf experimentellem Wege festgestellt, dass die Menge Zucker, welche durch die Wirksamkeit der extranuptialen Nectarien dem Stoffwechsel der Pflanze entzogen wird, so beträchtlich war, dass es absurd sein möchte, anzunehmen, eine Pflanze würde eine solche ansehnliche Menge dieses Kohlenhydrates preisgeben, wenn nicht gleichzeitig dadurch für die Pflanze ein damit in Uebereinstimmung stehender Nutzen verbunden wäre.

Der Nutzen, den die Pflanze hierbei ziehen könnte, würde nun etwa darin bestehen, dass einzelne Processe des Stoffwechsels oder des Kraftwechsels in dem Nectarien tragenden Pflanzentheil durch eine Ausscheidung von Zucker bedingt wären, so dass merkliche Störungen eintreten könnten, sobald dies verhindert würde.

Bei der Entfernung der Nectarien bei *Cassia neglecta*, *Vicia Faba* und *Catalpa syringaefolia* bemerkte Schimper sofort, dass

keinerlei Störungen in den normalen Lebensverrichtungen auftraten, so dass diese, von Johow aufgestellte Hypothese, die an und für sich schon sehr unwahrscheinlich klang, als vollkommen unrichtig bei allen weiteren Erklärungsweisen ausser Betracht gelassen werden kann. Schimper zeigte nun ferner, dass die Nectarien nicht den Zweck haben können, überschüssiges Wasser auszuschcheiden, da die Nectarbildung selbst dann wahrgenommen wurde, wenn die Organe welk wurden, oder die Pflanzen selbst einen sehr trocknen Standort hatten. Die Schlussfolgerung, zu welcher Schimper kommt, ist diese, dass die wesentliche Function dieser Organe in einer Ausscheidung von Zucker besteht, dass überall da, wo die Ausscheidung dieses Kohlenhydrates bei dem Stoffwechsel eintritt, dies stets den Zweck hat, Thiere anzulocken (Man denke an den Blüthennectar, die extranuptialen Nectarien, die Nepenthesbecher, die fleischigen Früchte etc.), und dass wir deshalb gezwungen sind, den extranuptialen Nectarien wohl die Bedeutung eines Lockmittels zuerkennen zu müssen. Nun lehrt die Beobachtung, dass die angelockten Thiere in den allermeisten Fällen Ameisen sind, sodass daher die Erklärungsweise von Delpino und Belt als vollkommen richtig betrachtet werden muss.

Ich habe mich absichtlich etwas länger bei der Beweisführung von Schimper aufgehalten, weil ich bei meinen eigenen, hier folgenden Untersuchungen, von der Richtigkeit dieser Beweisführung ausgehend, dieselbe meinen Betrachtungen zu Grunde gelegt habe.

Schon öfters ist die Bemerkung gemacht worden, dass die extranuptialen Nectarien oft in der sogenannten Blumenregion vorkommen. In der That braucht man nur die ausführliche und so sorgfältige Arbeit von Delpino durchzugehen, um eine grosse Zahl Pflanzen verzeichnet zu finden, an welchen Nectarien auf den Blumentheilen angetroffen werden <sup>1)</sup>.

---

1) Unter Anderem kommen Nectarien vor auf den Bracteae bei *Sterculia platanifolia*, *Stachytarpheta spec.*, *Centaurea montana*, *Paeonica officinalis*, auf dem Kelch bei vielen *Malpighiaceen*, *Catalpa Kaempferi*, *Clerodendron sp. div.*,



Auch Schimper weist hierauf hin <sup>1)</sup> und theilt mit, dass bei einigen Pflanzen die Nectarien auf dem Kelche oder den Bracteen selbst grösser und zahlreicher sind, als diejenigen, welche auf den Blättern derselben Pflanze gefunden werden.

Bei *Centaurea montana*, *Paeonia officinalis*, sowie einigen Orchideen sind sie selbst in Bezug auf ihren Ort ausschliesslich auf die Nähe der Blüthe beschränkt und bei *Turnera ulmifolia* ist durch Urban festgestellt worden, dass allein die Nectarien derjenigen Blätter Nectar ausscheiden, welche sich in der unmittelbaren Nähe der Blüthen befinden. Schimper meint deshalb, dass die starke Entwicklung dieser Nectarien den Zweck habe, eine grosse Menge Ameisen anzulocken, da die Blüthe ganz besonders des Schutzes gegen die Gefrässigkeit der Thiere und gegen Nectar- und Pollenraub seitens hinaufkriechender Insecten bedarf. So einleuchtend dies jedoch auch scheinen möchte, bemerkt Schimper, so ist doch bis jetzt noch nicht der Beweis geführt, dass Inflorescenzen mit extranuptialen Nectarien weniger zu leiden haben als solche, die dieser Organe beraubt sind. Nun hat von Wettstein <sup>2)</sup> vor Kurzem gezeigt, dass diese Auslegung richtig ist. Gleichwie Delpino bereits festgestellt hatte, dass bei *Centaurea montana* und *Helianthus tuberosus* Zucker auf den Anthodialschuppen ausgeschieden wird, fand v. Wettstein dasselbe bei *Jurinea mollis* L., *Serratula lycopifolia*, *S. centauroides* und *Centaurea alpina*. Die Ausscheidung des Nectars beginnt, sobald die Blumenköpfchen ungefähr  $\frac{1}{4}$  ihrer schliessliche Grösse erreicht haben und endigt bei Beginn der Anthese.

Von Wettstein stellte fest, dass die Blumenköpfchen von

---

*Callicarpa* spec., *Tecoma grandiflora*, *Tecoma radicans* etc., bei welcher letzteren Pflanze auch Nectarien auf der Krone und selbst auf dem Pericarpium angetroffen wurden, ferner an der Inflorescenz von *Helicteres Isora*, *Ricinus communis*, *Dolichus* spec. u. s. w.

1) Schimper weist auf die Nectarien bei *Cassia neglecta*, *Clerodendron fragrans*, *Aegiphila* spec., *Triumfetta* spec., *Passiflora edulis*, *Gossypium* spec. div., *Cytherexylon* spec., *Luffa* spec. div. etc. hin. Die Inflorescenz dieser Pflanzen wimmelt oft von Ameisen.

2) Von Wettstein, loc. cit.

*Jurinea mollis* beträchtlich durch Insecten beschädigt werden, und dass die angelockten Ameisen diese schädlichen Insecten von den Blüthen fernhalten.

Im Folgenden will ich zeigen, dass sich die Vertheidigung der Blüthen durch die angelockten Ameisen nicht immer allein gegen hinaufkriechende Insecten oder Larven richtet, wenn dies auch in der That vielfach der Fall ist.

Ich werde an erster Stelle an einer Reihe von Beispielen zeigen, dass das Anlocken der Ameisen auf die Blumentheile bei vielen Pflanzen den Zweck hat, den Bienen und Hummeln das Anbohren der Kronröhre im Niveau des Nectars zu verwehren.

An zweiter Stelle soll die Betrachtung der myrmecophilen Function bei *Memecylon ramiflorum* zeigen, dass bei diesem die Blüthen durch die angelockten Ameisen gegen die Raubsucht anderer Ameisen geschützt werden.

Schliesslich werden noch einzelne Fälle von Myrmecophilie zum Schutze junger Laubblätter mitgetheilt.

#### UEBER DAS ANBOHREN DER BLUMENKRONE DURCH BIENEN UND HUMMELN.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass die Blüthen von vielen Pflanzen durch Bienen und Hummeln in der Höhe des Niveaus des Nectars angebohrt werden, und dass auf diese Weise die Blüthe des Honigs beraubt wird, ohne dass die Pflanze selbst einen Vortheil vom Insectenbesuch hat. Obschon diese Thatsache keinem Botaniker unbekannt ist, hat sie doch nicht die Aufmerksamkeit erregt, die sie verdient.

Die meisten Biologen besprechen diese Sache nur nebenbei; so meldet Hermann Müller in seinem Werke: „Ueber die Befruchtung der Blumen durch Insecten“ (pag. 223), dass die Blumenröhre von *Trifolium pratense* durch *Bombyx terrestris*, *B. pratorum* und *Apis mellifica* angebohrt wird. Auch bei

der Besprechung von *Erica tetralix* und a. a. St. wird das Anbohren der Krone durch die Honigbiene erwähnt.

Soviel mir bekannt ist, hat Darwin diese Erscheinung am ausführlichsten studirt. In seiner „Cross- and Selffertilisation of Plants“ werden die verschiedenen Beobachtungen vereinigt und ausführliche Betrachtungen darüber angestellt.

Mich dünkt es, dass man auf diese Erscheinung darum so wenig Gewicht gelegt hat, weil man glaubte, dass, wenn solche Anbohrungen auch hin und wieder vorkommen, dies doch von geringer Bedeutung für die Art sei, bei welcher es geschieht, da ein Theil der Blüthen desselben Individuums doch auch auf regelmässige Weise besucht werde, sei es von derselben Biene oder Hummel, die die Blumenkrone zu perforiren pflegt, sei es von anderen Individuen, welche diese Gewohnheit nicht angenommen haben.

Das mag nun für einige Pflanzen Geltung haben; ganz bestimmt aber ist es für eine Anzahl anderer nicht der Fall, und weit entfernt, ein nur unschuldiges Spiel zu sein, ist das Anbohren der Blumenkrone oftmals derart, dass nicht allein manche Arten dadurch ernstlich in ihrem Fortbestehen bedroht werden, sondern dass viele Arten ohne Zweifel allein durch diese Ursache thatsächlich ausgestorben sind.

Von vielen Pflanzen werden alle Blüthen ohne Unterschied perforirt. Darwin theilt uns mit, dass die Blüthen von *Erica tetralix* so allgemein angebissen werden, dass unter vielen hundert untersuchten Blumen keine einzige zu finden war, die nicht auf diese unregelmässige Weise ihres Honigs beraubt worden wäre. Mit *Trifolium pratense* ist es nicht besser bestellt, und auch an *Salvia coccinea*, *Pentstemon argutus*, *Gerardia pedicularia*, *Wistaria Sinensis* werden alle oder doch die meisten Blüthen angebissen.

In den Tropen ist diese Erscheinung nicht weniger häufig wahrzunehmen.

Von *Ipomoea* (*Pharbitis*) *Nil*; *Ipomoea* (*Pharbitis*) *hispida*, *Canna indica*, *Canna flavescens*, *Gomphostemma javanicum*, *Meyena spec.*, *Exostemma floribunda*, *Clitorea Ternatea*, *Costus*

*speciosa*, *Fagraea oxyphylla* u. s. w. findet man niemals oder nur höchst selten eine abgefallene Blumenkrone, die nicht perforirt worden wäre. Von *Tecoma stans* wurden 90 %, von *Bignonia Chamberlayna* 92 %, von *Cerbera Odallam* 70 % regelmässig angebohrt gefunden. Auch die Blüthen von *Salvia splendens* und *S. coccinea* wurden vielfach auf diese Weise ihres Honigs beraubt gefunden. Dass diese veränderte Gewohnheit der Insecten, die Blumenkrone anzubohren, statt in dieselbe hineinzukriechen, für alle Pflanzen mit Nachtheil verbunden ist, bedarf keines weiteren Beweises, wenn auch die eine Pflanze darunter weniger zu leiden haben mag als die andere.

Bei denjenigen Pflanzen, bei welchen Antheren und Stigmata absichtlich so weit voneinandergerückt sind, dass eine Bestäubung überhaupt nur durch Zwischenkunft eines Insectes möglich gemacht wird, werden angebohrte Blumen unbefruchtet abfallen. Dasselbe wird bei den Pflanzen der Fall sein, welche zwar keine mechanischen Hindernisse für die Selbstbestäubung besitzen, jedoch, auf eigenen Blüthenstaub beschränkt, steril sind, oder deren Narben noch nicht reif für den Empfang des Pollens, wenn die Staubbeutel bereits aufgesprungen sind.

Bei anderen wiederum, wo der reife Blüthenstaub auf der reifen Narbe abgesetzt wird und dort zum Keimen gelangt, sind durch die veränderte Gewohnheit der Insecten diese Pflanzen darauf angewiesen, sich von Generation zu Generation selbst zu bestäuben, und für viele Pflanzen ist es bereits festgestellt, dass sie sich für eine derartige lang andauernde Inzucht sehr empfindlich zeigen, und dass die Nachkommen derselben dann schwächer von Constitution sind, gegenüber solchen, die einer Kreuzung unter einander ihr Dasein zu verdanken haben. Wie man die Sache auch betrachten mag, das Anbohren der Blumenkrone ist für jede Pflanze als nachtheilig zu betrachten. Es ist zweifellos, dass der Nectar in der Blüthe ausgeschieden wird, damit diese selbst einen bestimmten und grossen Nutzen daraus ziehe, und dies wäre dann keineswegs der Fall. Sogar bei denjenigen Pflanzen, die in der allergünstigsten Lage sich befinden, indem sie sich selbst bestäuben können und für diese



Art der Befruchtung nicht empfindlich sind <sup>1)</sup>, geht eine beträchtliche Menge kostbaren Kohlenhydrates ohne einigen Nutzen für den Stoffwechsel verloren. Darwin sagt, er habe bemerkt, dass die Hummeln in der Regel nur dann die Blumen perforiren, wenn diese in grosser Anzahl nebeneinander vorkommen. In einem Garten, der einige grosse Beete von *Stachys coccinea* und *Pentstemon argutus* enthielt, war jede Blüthe perforirt, wogegen Pflanzen von derselben Art, die in grossem Abstand von jenen sich befanden, stets auf normale Weise von den Insecten besucht wurden. Die Erklärung dieser Erscheinung liegt auf der Hand. Blumen, die in grosser Zahl nebeneinander blühen, bieten eine reiche Beute für die besuchenden Insecten dar und sind bereits auf grossen Abstand zu erkennen. Sie werden daher von einer Masse Insecten zu gleicher Zeit besucht, und es ist nun deren Sache, so schnell wie möglich zu Werk zu gehen, besonders dann, wenn bereits der Fall eingetreten ist, dass sie eine Anzahl Blüthen antreffen, aus denen der Nectar schon weggeholt wurde. Darwin glaubt nun in dem verschiedenen Verfahren der Insecten — je nachdem die Blüthen in grosser Masse bei einanderstehen, oder durch mehr oder weniger grosse Abstände von einander getrennt sind — die Tendenz der Herstellung eines Gleichgewichts zu erkennen. Indem nämlich eine Blüthe durch Perforiren leidet, wird dieselbe weniger Nachkommen hervorbringen, und wenn der Nectar für die Biene von grossem Werth ist, wird diese dadurch wiederum an Zahl abnehmen müssen; wird aber nun die Pflanze mehr oder weniger selten, so dass dieselbe nicht mehr in so grosser Menge zusammen blühen kann, so werden auch die Bienen keinen Grund mehr haben, Löcher in die Blumenkronen zu fressen. So wird denn wiederum mehr Samen entstehen können, und die Sämlinge, die dann der Kreuzung unter einander ihr Dasein zu verdanken haben, werden sich kräftiger entwickeln als die ersteren, so dass die

---

1) W. Burck. Ueber Kleistogamie im weiteren Sinne und das Knight-Darwin'sche Gesetz. *Annales de Buitenzorg*, Vol. VIII. pag. 122—164.

Enige Bedenkingen tegen de theorie van Weismann, *Nat. Tijdschr. voor Nederlandsch Indië*. Deel XLIX, Afl. 4. 1890.



Pflanze nun stets wieder in grösserer Zahl auftritt, um dann aufs Neue im Zaum gehalten zu werden, wenn sie sich zu stark vermehren sollte.

Diese Betrachtung verdient allseitig unser Aufmerksamkeit, und es ist nöthig, an zahlreichen Fällen festzustellen, wie dies in der That die Regel ist, dass die Kronen gesondert stehender Pflanzen nicht perforirt werden, während die in grosser Menge zusammenwachsenden Pflanzen durch Anfressung zu leiden haben.

Der botanische Garten zu Buitenzorg bietet hinreichende Gelegenheit, diese Thatsache festzustellen. Dort befinden sich verschiedene Pflanzen aus fremden Ländern, von denen man mit Sicherheit sagen kann, dass sie das einzige Exemplar im ganzen Malaiischen Archipel sind und sich also fernab von grossen Mengen derselben Species befinden. Die angestellte Untersuchung brachte mich schnell zu der Ueberzeugung, dass die obenerwähnte These keineswegs auf allgemeine Gültigkeit Anspruch machen kann.

*Exostemma floribunda* z. B. ist eine Rubiaceae, die aus Jamaica in den botanischen Garten eingeführt ist. Ohne Zweifel sind die zwei daselbst cultivirten Pflanzen die einzigen Exemplare auf ganz Java, ja selbst im ganzen Gebiet des Archipel. Jeden Morgen öffnen sich 10—15 Blüthen an jeder Pflanze, und diese werden ohne Ausnahme alle angebohrt. *Thunbergia affinis* empfing der Buitenzorger Garten vor einigen Jahren aus dem botanischen Garten zu Kew. Auch dieses ist zweifelsohne das einzige Exemplar auf Java, und niemals fand ich einige Stunden nach Sonnenaufgang eine Blüthe, die nicht perforirt gewesen wäre.

Von einer andern *Thunbergia*, unter dem Namen *Meyena* in Buitenzorg eingeführt, finden sich dort verschiedene Exemplare, deren Blüthen alle ohne Ausnahme perforirt werden. Ein einzelnes Exemplar davon habe ich in ziemlich ansehnlichem Abstände von den andern in meinem eigenen Garten cultivirt. Auch von dieser Pflanze konnte ich niemals auch nur eine einzige Blume pflücken, die nicht bereits in den ersten Morgenstunden perforirt gewesen wäre. Von *Costus speciosa* traf ich an sehr ver-

schiedenen Plätzen vereinzelt stehende Exemplare an; auch *Clitoria Ternatea* wird nirgends in grosser Menge cultivirt, und doch wurden von diesen beiden Arten 100 % der Blüthen perforirt gefunden. Diese Beispiele mögen hinreichend sein, zu beweisen, dass es keine Regel ist, dass vereinzelt stehende Blüthen auf normale Weise von Bienen besucht werden. Ausserdem ist eine Biene oder Hummel nicht auf den Nectar einer bestimmten Blumensorte angewiesen, sodass, wenn dieselbe mehr oder weniger selten zu werden beginnt, dies einen Einfluss auf die Anzahl ihrer Individuen ausüben könnte. Dieselbe *Xylocopa*, die zu Buitenzorg die Blüthen von *Fagraea oxyphylla* perforirt, tritt in die Blüthen von *Fagraea littoralis* auf normale Weise ein, besucht auch *Ipomoea Nil*, welche sie anbohrt, ebenso wie die Blüthen von *Barleria ciliata*, um einen Augenblick später wieder auf gewöhnliche Weise aus zahlreichen andern Blüthen von sehr weit auseinandergehenden Familien und Gattungen Nectar zu sammeln.

Auch darf man nicht aus dem Auge verlieren, dass eine einzelnstehende blühende Pflanze, die ganz isolirt von andern Pflanzen derselben Art auftritt, sich oftmals viel leichter sichtbar macht, als ein ausgebreitetes Gebiet von anderen.

Ein Exemplar von *Fagraea oxyphylla* z. B. öffnet zur Blüthezeit täglich viele Hunderte von ihren grossen, weissen Blüthen, und ist daher bereits auf grossen Abstand hin sichtbar, während ein einzelnstehendes Exemplar vom Haidekraut oder von der *Salvia* sehr leicht unbemerkt bleibt.

Nach meiner Ueberzeugung kann die Gewohnheit, welche die Insecten angenommen haben, die Kronen zu perforiren, nicht anders aufgefasst werden denn als ein grosser Schaden, wodurch bereits manche Arten ausgestorben sind und viele andere ernstlich in ihrer Existenz bedroht werden.

Schimper, der uns die Verwüstungen beschreibt, welche in Brasilien die Blattschneider verursachen, die gefährlichsten Feinde der Vegetation im tropischen und subtropischen Amerika, giebt uns eine Vorstellung von dem grossen Einfluss dieser Ameisen auf den ganzen Character der Vegetation, da

diese Blattschneider die Emigration und das Verwildern von bestimmten Arten entweder begünstigen oder hemmen, und ausserdem noch einen Einfluss auf die Entstehung neuer Pflanzenformen ausüben.

Ebenso aber wie der Pflanzengeograph in Gebieten, wo der Blattschneider zu Hause ist, bei seinen Erklärungen über merkliche Unterschiede in der Vegetation mit diesem rechnen muss, so muss er auch diejenigen Insecten dabei mitberücksichtigen, die die Blumenkronen anbohren und dadurch einen gleichen Einfluss auf den Character der Vegetation ausüben, ein Beispiel mehr über den innigen Verband, der zwischen Fauna und Flora desselben Gebietes besteht, und ein Factor, dem in der Pflanzengeographie bis jetzt noch zu wenig Rechnung getragen worden ist.

Diejenigen Fragen, deren Beantwortung nach obigen Mittheilungen vor Allem nothwendig ist, sind:

1. Sind es die gewöhnlichen Besucher einer Pflanze, die auf diese Weise zu Werk gehen, oder sind es „ungenöthigte Gäste“, welche in die Blüthe einbrechen?

2. Wenn das Anbohren der Blumenkrone von einem so grossen Nachtheile für die Pflanze ist, finden sich dann keine Vorrichtungen oder Eigenschaften, die als Adaptation betrachtet werden können, und die im Laufe der Zeiten zu dem besonderen Zweck sich eingeführt haben, das Perforiren der Pflanzen zu hemmen, oder die die Nachtheile, die hierdurch für die Pflanze entstehen können, so gut wie möglich aufzuheben suchen?

Was die erste Frage anbetrifft, so lehrt die directe Wahrnehmung, dass es in der That Insecten sind, die durch ihren Körperbau oder durch ihre Maassverhältnisse im Verhältniss zu der Grösse oder Form der Krone sich sofort als „unberufene Gäste“ kennzeichnen.

Die Blüthen von vielen Pflanzen, die ganz dazu eingerichtet sind, durch Lepidoptera mit langer Rollzunge besucht zu werden, werden von Bienen angefressen, die unmöglich auf regelmässige

Weise den Honig würden erreichen können, wie z. B. unter anderen die Blüthen von *Barleria ciliata*, *Exostemma floribunda*, *Cerbera Odallam* u. s. w. In anderen Fällen fand ich Blüthen — die wohl für den Besuch von Bienen und Hummeln von bestimmten Dimensionen recht gut eingerichtet waren und aus diesen Gattungen auch ihre gewöhnlichen Befruchter finden — durch die grosse Holzbiene *Xylocopa* angebohrt, die in tropischen Gegenden wegen der Löcher, welche sie in das Holz der Wohnungen bohrt, allgemein bekannt ist. Diese sah ich manchmal in die Blüthen von *Ipomoea* (*Pharbitis*) Nil hineinkriechen, obschon es ersichtlich war, dass sie wegen ihrer Körpergrösse beim Vordringen in die Blumenkrone Hinderniss finden würde. Nachdem sie ungefähr in die Mitte der Krone gekommen war, wo sie durch die Verengung der Röhre in ihrer freien Bewegung gehindert wurde, brach sie durch die Blumenkrone durch und verlängerte den Riss weiter bis zum Niveau des Nectars. Es ist klar, dass diese Blume nicht in Relation mit der grossen Holzbiene die gegenwärtige Form und Grösse erhalten hat, und auch dies Insect muss daher zu den „ungenöthigten Gästen“ gerechnet werden. In sehr vielen andern Fällen sind es jedoch in der That Insecten, die wirklich wohl als Befruchter in Betracht zu ziehen sind, da deren Maasverhältnisse direct erkennen lassen, dass sie nicht nöthig haben, sich auf so ordnungswidrige Weise mit Nectar zu versehen, weil ihnen keinerlei Hinderniss im Wege stehen würde, wenn sie die Krone auf normale Weise besuchten, und die daher allein aus Bequemlichkeit die Krone perforiren, ein Verfahren, das schneller zum Ziele führt als das normale. Oft sieht man, dass dieselbe Biene erst eine Blüthe anbohrt und dann direct darauf in eine folgende Blüthe derselben Pflanze hineinkriecht. In vielen Fällen benutzt eine Biene beim Suchen nach Nectar eine bereits von einem anderen Besucher gemachte Öffnung, aber oftmals ist dies auch nicht der Fall. Wiederholt trifft man Blumenkronen an, die auf 2, 3 und mehr Stellen angebohrt sind, und dies nicht allein bei den dünnwandigen Blüthen von *Ipomoea*, sondern auch bei den beträchtlich stär-



keren Kronen von *Fagraea*, *Costus* u. a., woraus man daher folgern muss, dass das Anbohren den Bienen keine sonderliche Mühe macht. Es sind desshalb nicht allein die „ungenöthigten Gäste“, welche diese Unsitte haben, und ich halte es daher nicht für unwahrscheinlich, dass grosse Insecten, die durch die geringen Dimensionen, welche die Krone im Verhältniss zu ihrem Körper darbot, Schwierigkeiten begegneten den Nectar aufzusaugen, zuerst dazu gekommen sind, diese Operation des Perforirens in Anwendung zu bringen, und dass die eigentlichen Bestäuber schleunigst dieses Beispiel nachgeahmt haben, belehrt durch die traurige Erfahrung, dass sie fortwährend in die Blumen krochen und deren Nectar bereits auf heimliche Weise geraubt fanden.

Was nun die zweite Frage anbetrifft, so war bereits aus Allem, was uns bekannt ist — über das gegenseitige Verhalten von Pflanzen und Thieren, sowie über die verschiedenen Abwehrmittel, die die Pflanze gegen Anfälle von Thieren besitzt — a priori zu erwarten, dass ebenso gegen das Anbohren der Blumenkrone Schutzmittel angetroffen werden müssten, wie gegen die Fresssucht der Schnecken, Nagethiere, Affen u. s. w., oder gegen die Verwüstungen der Blattschneider im tropischen Amerika.

In der That zeigt sich nun auch schnell, dass die Pflanze auf verschiedene und sehr von einander abweichende Weise ihre Blüthen gegen diesen unregelmässigen Nectarraub zu beschirmen sucht.

Wie bei so vielen biologischen Fragen, so ist es auch hier nicht so einfach, den absoluten Beweis zu liefern, dass von den verschiedenen Mitteln, die uns als gegen dieses Uebel gerichtet scheinen, das eine oder andere wirklich eine Adaptation ist, die die Pflanze im Lauf der Zeiten zu dem besondern Zweck angenommen hat, oder ob man vielleicht nicht an eine zufällige Coincidenz denken muss. Ich will daher auch die zweifelhaften Adaptationen mit Stillschweigen übergehen und die Aufmerk-



samkeit allein auf diejenigen Fälle lenken, welche man unmöglich als eine zufällige Coincidenz auffassen kann.

Das erste Mittel, dessen sich die Pflanze bedient, um sich gegen das Einbrechen der Bienen in ihre Blüthen zu schützen, besteht im Anlocken von Ameisen durch Ausscheidung von Honig in unmittelbarer Nähe der bedrohten Stelle. Diese Thatsache, die sogleich an einer Anzahl Beispiele nachgewiesen werden soll, findet ihre Erklärung in der grossen Feindschaft zwischen Ameisen und Bienen. Die directe Beobachtung lehrt, dass die Bienen gegen die Anfälle der Ameisen vollkommen wehrlos sind, da sich letztere sofort an den Extremitäten und Fühlern derselben festbeissen und die Biene dadurch vollkommen in ihrer Bewegung gehindert wird.

Von der Weise, in welcher die Ameisen eine Biene anfallen, kann man sich am bequemsten überzeugen, wenn man in eine weite Glasröhre, welche eine Anzahl Ameisen enthält, eine *Xylocopa* eintreten lässt. Sofort wird die *Xylocopa* von den Ameisen verfolgt, und in wenig Minuten beissen sie sich an der Biene fest, die rathlos herumläuft und nicht im Stande ist, sich von den lästigen Individuen zu befreien. Vergebens trachtet die Biene, mit einem ihrer Beine, das von Ameisen freigeblieben ist, diese von den andern Beinen zu entfernen, was ihr nur selten gelingt, und schnell finden sich diese Feinde zuletzt an allen Beinen der Biene. Dass bei dergleichen Gefechten auch manchmal ein Bein oder Fühler abgebissen wird, darf wohl angenommen werden, wenn ich dies auch nicht habe feststellen können; aber auch ohne dies dürfte die *Xylocopa* Grund genug haben, vor den Ameisen mit grösstem Respect die Flucht zu ergreifen. Dieses sieht man auch wiederholt bei Blüthen, die Ameisen auf den Kelch gelockt haben.

Sobald eine Biene, die die Blüthen zu perforiren gedenkt, die Ameisen gewahr wird, zieht sie sich sogleich zurück, um auf normale Weise die Blume zu besuchen.

Im botanischen Garten zu Buitenzorg stehen zwei Arten von *Fagraea* so dicht bei einander, dass sich die Zweige derselben berühren. Die eine Art, *Fagraea oxyphylla*, lockt keine Ameisen

an ihren Kelch; die Pflanze ist nicht myrmecophil, während auf den Kelchen der Blüthen der andern Art, *Fagraea littoralis*, stets eine Anzahl Ameisen angetroffen wird. Oefters kann man nun wahrnehmen, wie die *Xylocopa*, nachdem sie die Blüthen von *F. oxyphylla* angefliegen und hintereinander zwanzig, dreissig oder noch mehr Blüthen derselben perforirt hat, ohne es zu merken auf die Blüthen von *F. littoralis* übergeht, die in Form, Grösse und Farbe mit denjenigen der ersteren Art vollkommen übereinstimmen. Sobald sie versucht, diese auch anzubohren, wird sie die Ameisen gewahr, und sofort sieht man sie ihre Arbeitsweise verändern und in die folgenden Blüthen hineinfliegen, ohne Zweifel aus Furcht davor, sich mit den lästigen Individuen in Streit einlassen zu müssen, und wohl wissend, dass sie Gefahr läuft, ihre Unvorsichtigkeit mit dem Verlust eines Beines oder Fühlers zu büssen.

Die Zahl der Nectarien, die auf dem Kelche angetroffen wird, ist bei einigen Pflanzen sehr ansehnlich, während dieselbe bei anderen so gering ist, dass nur eine kleine Anzahl Ameisen dadurch angelockt wird. Ausserdem besteht bei den verschiedenen Pflanzen mit Kelchnectarien noch eine grosse Verschiedenheit hinsichtlich der Stellen, wo die Nectarien sich vorfinden, und trifft man dieselben bald am Fusse der Kelchröhre oft in beträchtlichem Abstände von der Stelle, wo die Krone angebissen wird, bald wieder auf den Kelchzipfeln und also ganz dicht in der Nähe des bedrohten Fleckes, oft auch auf der ganzen Oberfläche des Kelches verbreitet. In engem Verband hiermit steht der Schutz, welchen die Pflanze seitens der Ameisen geniesst. Dieser ist denn auch, wie zu erwarten war, sehr verschieden. Man trifft hier alle möglichen Uebergänge an. Es finden sich Pflanzen, die nur insofern einen Schutz geniessen, als bei ihnen nicht alle ihrer Blüthen perforirt werden, ferner andere Pflanzen, bei denen keine einzige mehr auf unregelmässige Weise ihres Nectars beraubt wird.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Beschützung, die die Pflanze geniesst, zu der Anzahl Ameisen, die sie auf ihre Kelche anzulocken versteht, in geradem Verhältniss steht und

ebenso zu der geringeren oder grösseren Nähe dieser Leibwache von dem Platze, der durch Bienen angebohrt wird.

Da, wo die myrmecophile Function bei einer bestimmten Pflanzengattung auftritt, ist dieselbe bei den verschiedenen, zu diesem Geschlecht gehörenden Arten oft in sehr verschiedenem Grade zur Entwicklung gelangt, und es ist vor Allem bei diesen Pflanzen, die dann oft auch Blüthen tragen, welche in Form, Grösse und Farbe mit einander übereinstimmen, dass man aus dem Procentsatz der Blüthen, welche nicht perforirt werden, eine richtige Vorstellung von der directen Beziehung zwischen der Stärke der Leibwache und dem Maasse von gebotenem Schutz erhält.

In Nachfolgendem will ich daher eine Uebersicht von denjenigen Pflanzen geben, bei welchen ich Kelchnectarien angetroffen habe, von denen genügende Mengen Blüthen eingesammelt werden konnten, um durch Bestimmung der Anzahl nicht perforirter Blüthen eine Vorstellung von der Grösse des Schutzes, den die Blüthen seitens der Ameisen geniessen, geben zu können.

*Bignonia Chamberlaynii* Sims., eine brasilianische Pflanze, die im Garten zu Buitenzorg cultivirt wird, besitzt keine andern Nectarien, als die, welche dicht am Rande der nahezu abgestumpften Kelchröhre angetroffen werden.

Diese Nectarien scheinen reichlich zu secerniren, und es finden sich bereits kleine Tropfen Nectar daran, wenn die Blüthe sich noch im Knospenstadium befindet. Man findet jedoch selten mehr als eine oder zwei Ameisen dadurch angelockt, und in den allermeisten Fällen wird keine einzige Ameise darauf angetroffen. Diese geringe Anzahl Ameisen ist in der That sehr auffallend, wenn man bedenkt, dass die Menge des durch die Kelchnectarien ausgeschiedenen Nectars in diesem Falle doch sehr beträchtlich ist. Was die Ursache der geringen Anziehungskraft ist, ist mir nicht recht klar. Es kann sein, dass sie in der Zusammensetzung des ausgeschiedenen Nectars zu suchen ist; es ist aber auch möglich, dass der Grund darin liegt, dass nirgend anderswo Nectar auf der Pflanze ausgeschieden wird, und die Pflanze, als Ganzes betrachtet, daher

nur wenig Ameisen anzulocken versteht. Bei der Untersuchung einiger hundert abgefallener Blüthen, an verschiedenen Tagen gesammelt, fand ich dass 90 % davon perforirt waren. Die Beschützung ist daher eine geringe zu nennen, jedoch nicht ohne Vortheil für die Pflanze, wenn man bedenkt, dass von anderen *Bignonia*-Arten alle Blumen ohne Ausnahme perforirt werden.

Die auf Java allgemein cultivirte *Tecoma stans* Juss. von Martinique kommt, was ihre Myrmecophilie betrifft, mit der obengenannten Pflanze viel überein. Auch bei dieser Pflanze trifft man honigausscheidende Organe allein am Kelche an. Ihre Anzahl ist hier ziemlich bedeutend und beträgt  $\pm 20$  auf jedem Kelche. Diese Nectarien sind stets feucht, doch ist die Menge ausgeschiedenen Nectars niemals sehr gross, wie leicht festzustellen ist, wenn man einen blühenden Zweig in einer Flasche mit Wasser ausser dem Bereich der Ameisen stellt. Selten sieht man daher auch mehr als 2—3 Ameisen in der Nähe der Nectarien, und sehr oft auch gar keine. Die Beschützung, die *Tecoma stans* geniesst, ist sehr gering, da 92 % ihrer Blüthen angebohrt gefunden wurden.

Weiter oben habe ich bereits mitgetheilt, dass von *Ipomoea* (*Pharbitis*) Nil Chois. alle Blüthen angebohrt wurden, obgleich die grosse, geräumige Blüthenkrone kein Hinderniss für die Bewegungen der Biene sein konnte, wenn diese auf gewöhnliche Weise in die Blüthe eintrat. Eine andere *Convolvulacea*, unlängst aus Singapore in den botanischen Garten eingeführt, und welche sich mir als eine noch unbeschriebene Art derselben Gattung zu erkennen gab, besitzt auf dem Kelche eine Anzahl von fünf Nectarien (Taf. VII, Fig. 1.), die in Ueberfluss secerniren, und eine ziemlich grosse Anzahl Ameisen anlocken. Auch diese Nectarien sind die einzigen, die auf der Pflanze angetroffen werden. Die Honigausscheidung beginnt sehr frühzeitig, bereits wenn die Knospe noch jung ist, und hört auf, sobald die Krone abgefallen ist, d. h. in der Regel an dem Abend des Tages, an welchem die Blüthe aufgegangen ist. Die Blumenkrone kommt in ihrer Form vollständig, und in ihrer Grösse



nahezu überein mit der von *Ipomoea Nil*. Von dieser Pflanze wurden 14% auf regelmässige Weise besucht. Die Beschützung lässt daher auch hier noch zu wünschen übrig. Die ziemlich ansehnliche Menge Ameisen (5—8) und die reichliche Nectar-ausscheidung sollten erwarten lassen, dass weniger als 86 % der Pflanzen perforirt würden. Der verhältnissmässig geringe Schutz findet seine Erklärung in dem Umstande, dass sich die Nectarien bei dieser Pflanze in ziemlich beträchtlichem Abstand von der Stelle befinden, wo die Krone angebohrt wird.

Einen besseren Schutz geniessen die Blüthen von *Faradaya papuana*. Bei dieser Pflanze findet man an erster Stelle eine Anzahl Nectarien, meistens 6—8, zusammen am Fusse des Blattes, und ausserdem noch hier und da längs des Mittelnerves. Diese Blattnectarien locken eine grosse Zahl Ameisen an und bleiben lange in Thätigkeit.

Selbst ältere Blätter werden noch eifrig von den Ameisen besucht. Der grosse Kelch (Taf. VII, Fig. 2) trägt eine ansehnliche Anzahl Nectarien, die bereits dann, wenn die Krone noch vollkommen durch den Kelch eingeschlossen ist, eine grosse Anziehungskraft auf die Ameisen ausüben. Ausserdem sind die Blüthen zu einer sträusschenförmigen Inflorescenz vereinigt, so dass bereits früh, wenn noch keine einzige Blüthe sich geöffnet hat, der ganze Blüthenstand buchstäblich von Ameisen wimmelt. Die Beschützung gegen die Bienen ist darum hier auch viel vollkommener. Von den abgefallenen Blumen waren nur 19 % mit Bohrlöchern versehen.

Auf dem Kelche von *Nyctocalos Thomsonii* und *Nyctocalos macrosiphon* T. et B. (Taf. VII, Fig. 3) zählt man nicht weniger als 100—110 Nectarien; dies ist die grösste Zahl, die ich je auf einem Kelche angetroffen habe. Dieselben stehen auf den flügel förmig ausstehenden Kelchzipfeln dicht bei einander und daher so dicht wie möglich an der Stelle, die der Gefahr ausgesetzt ist, angebohrt zu werden. Die Beschützung kann hier nahezu eine absolute genannt werden; von den 97 abgefallenen Kronen, die ich zu verschiedenen Zeiten von dieser Kletterpflanze einsammelte, waren nur 9 Stück angebohrt.



Von besonderem Werthe für die Bedeutung der myrmecophilen Function ist die Gattung *Fagraea*. Ausser dass man bei den verschiedenen Arten das eine Mal Kelchnectarien antrifft, das andere Mal wiederum nicht, ist diese Loganiaceengattung noch besonders merkwürdig durch die Nectarien, die auf den vegetativen Theilen angetroffen werden.

An erster Stelle findet man solche Nectarien am Fusse des Blattstieles, und ferner noch hier und dort im Blattgewebe. Diese Nectarien, welche in das Blattgewebe hineingesunken sind, kennzeichnen sich durch einen sehr eigenartigen Bau. Von aussen betrachtet, zeigen sie sich als hellgrüne oder gelbe Flecken von unregelmässiger Form und verschiedener Grösse, die in der Mitte eine kraterförmige Öffnung erkennen lassen, aus der ein Tropfen Nectar zum Vorschein kommt<sup>1)</sup>. Ihre Wirksamkeit ist von kurzer Dauer; sie secerniren nur so lange als die Blätter noch sehr jung sind; sobald letztere ihre normale dunkle Farbe und lederartige Beschaffenheit erlangt haben, hört die Zuckerausscheidung auf.

Bei *Fagraea oxyphylla* Miq. scheinen sie mir niemals zu secerniren. Diese Art, die auch keine Kelchnectarien besitzt, ist die einzige der von mir untersuchten sechs Arten, die als nicht-myrmecophil betrachtet werden muss.

Bei den übrigen, wie *F. imperialis* Miq., *F. Borneensis* Scheff.; *F. euneura* T. et B., *F. crassifolia* Bl. und *F. littoralis* Bl., trifft man stets am Blattstielfuss der jüngst entwickelten Blätter, sowie auch hier und dort auf der jungen Blattscheibe, eine Anzahl Ameisen an, damit beschäftigt, sich an dem dargebotenen Nectar zu laben.

Die vegetativen Theile der zwei erstgenannten Arten, *F. imperialis* Miq. und *F. Borneensis* Scheff., werden am eifrigsten besucht, und diese Arten sind ausserdem noch merkwürdig durch die eigenthümlichen, ohrförmigen Anhängsel am Fusse des Blattstieles,

---

1) Auf die Eigenthümlichkeit des Baues dieser Organe will ich hier nicht näher eingehen, um so mehr, als einer der Besucher des Laboratoriums zu Buitenzorg Material zur Untersuchung mitgenommen hat, und daher in Kurzem eine diesbezügliche Mittheilung zu erwarten ist.

von der Form, wie sie auf Tafel VIII, Fig. 1 u. 2, abgebildet sind.

Derartige flügel förmige Anhängsel kommen, obschon in viel kleineren Dimensionen, bei *F. euneura* vor, und werden nach der Beschreibung auch bei *F. auriculata* Jack angetroffen.

Während dieselben bei *F. euneura* klein und von geringer Bedeutung bleiben, erreichen sie bei *F. Borneensis* und vor Allem bei *F. imperialis* allmählig eine ansehnliche Grösse, biegen sich nach unten um, und sind später mehr oder weniger gegen den Stengel angedrückt. Auf diese Weise bilden sie sehr geeignete Wohnungen für die Ameisen, die davon auch gierig Gebrauch machen. Die Oeffnungen zwischen dem Rand der flügel förmigen Anhängsel und dem Stengel, werden mit einem dunkelen Stoff von papierartiger Consistenz angefüllt, und die so gebildete Kammer zur Wohnung für die Pflege der Eier und die Aufziehung der Larven eingerichtet.

Unmittelbar unter diesen Anhängseln findet man an beiden Seiten ein Nectarium im Gewebe des Stengels, und ein anderes in der Auricula selber. So lange die Blätter jung sind, secerniren diese in Ueberfluss, und trifft man da auch stets einige Ameisen an. In dem Maasse wie dieselben älter werden, hört die Function der Nectarien auf, und zu dieser Zeit haben die Blattflügel eine Form und Grösse erreicht, die sie zu Wohnungen geeignet macht. Was nun den Schutz der Blüthen gegen das Perforiren der Krone anbetrifft, so ist das Folgende hier zu bemerken.

Bei *F. imperialis* und *F. oxyphylla* kommen keine Kelchnectarien vor, während diese bei *F. crassifolia* und *F. littoralis* wohl vorhanden sind. Die Blüthen von *F. imperialis* vorläufig ausser Betracht lassend, ist von den anderen noch zu bemerken, dass die Anzahl Nectarien im Kelchgewebe bei *F. littoralis* (Taf. VII, Fig. 4) grösser ist, als bei *F. crassifolia*.

Die Untersuchung der abgefallenen Blumenkronen, und die Berechnung der Procentzahl der perforirten Blüthen gab die folgenden Resultate:

<i>F. oxyphylla</i> .	Anzahl	176	angebohrt	173	=	99	%.
<i>F. crassifolia</i> .	„	277	„	195	=	70	„

*F. littoralis*. Anzahl 190 angebohrt  $77 = 40\%$ .

Die letztere Art, welche die meisten Ameisen auf den Kelch anzulocken weiss, geniesst daher einen sehr ansehnlichen Schutz durch die Ameisen. Sechzig Procent ihrer Blüthen werden auf regelmässige Weise von den Bienen besucht, während die von *F. oxyphylla* nahezu alle ohne Ausnahme perforirt werden.

Nun möchte ich ausdrücklich darauf hinweisen, dass die Blüthen dieser drei Arten in Farbe, Form und Grösse vollkommen mit einander übereinstimmen, sodass hierin für die besuchende *Xylocopa* keinerlei Grund vorhanden ist, die Krone von *F. oxyphylla* regelmässig anzubohren, die der beiden andern Arten aber nicht. Wenn dies nun doch geschieht, dann kann es nur dem Umstand zugeschrieben werden, dass sich bei den andern die Ameisen in der Nähe des von der Biene bedrohten Fleckes vorfinden.

Ausserdem wird dies auch, wie soeben mitgetheilt, durch directe Wahrnehmung bestätigt. Eine *Xylocopa*, die unvermerkt von den Blüthen von *F. oxyphylla* auf die von *F. littoralis* übergeht, ändert sofort ihr Verfahren, wenn sie die Ameisen auf dem Kelche gewahr wird.

Die hier oben gegebenen Ziffern der angebohrten Blüthen würden wahrscheinlich andere sein, wenn die betreffenden Pflanzen vollständig frei ständen, und nicht in unmittelbarer Nachbarschaft von einander, sodass dieselbe Biene von der einen Pflanze auf die andere übergeht.

Die ersten 153 Blüthen, die an vier verschiedenen Tagen von *F. oxyphylla* eingesammelt wurden, waren alle perforirt, allein unter den 23 zuletzt gesammelten waren drei ohne Bohrloch. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass dies die Arbeit einer und derselben Biene war, die von *F. littoralis* auf *F. oxyphylla* überging, und die ersten drei Blüthen auf normale Weise besuchte, bis sie endlich bemerkte, dass der Perforation hier keine Hindernisse im Wege standen.

Die Blüthen von *F. imperialis* weisen Dimensionen auf, wie man sie nur selten in der Natur antrifft. Die glockenförmige Krone hat eine Länge von 2 Decimeter und einen Eingang

von 22 Centimeter Breite. Die Röhre hat an der Höhe der Stelle, wo sie sich zwischen den Kelchblätter verbirgt, einen Durchmesser von noch 15 millimeter, und die Röhre ist an dieser Stelle 5 Millimeter dick. Diese Stärke der Kronröhre macht daher auch das Anbohren sehr mühsam, so dass eine Beschützung durch Ameisen hier ganz überflüssig ist. Die Blüthen werden durch Vögel befruchtet.

Nicht weniger interessant ist das Geschlecht *Gmelina* in Hinsicht des Schutzes, welchen dasselbe durch die Ameisen geniesst.

Bei den drei Arten hiervon, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte — *Gmelina asiatica* Linn., *Gmelina parviflora* Roxb., sowie eine Art von Banka, die ich *bracteata* benannt habe, aus Gründen, die sofort deutlich werden sollen — finden sich wieder ausschliesslich Nectarien auf dem Kelch, aber sie nehmen da einen eigenthümlichen Platz ein. Fanden wir bei den bereits besprochenen Pflanzen die Nectarien stets auf der ganzen Oberfläche des Kelches zerstreut, so treffen wir sie hier ausschliesslich auf der oberen Seite an.

Die Blüthen von *Ipomoea*, *Nyctocalos*, *Fagraea* u. s. w. sind von allen Seiten frei, und es besteht so zu sagen kein einziger Grund, warum eine *Xylocopa* die Blumenkronenröhre allein von der Seite aus anfallen sollte. Bei *Gmelina* ist dies anders. Die Blüthen dieser Gattung sind in traubenförmigen Rispen angeordnet, welche aus dreiblüthigen, sehr kurz gestielten und von einer Bractee gestützten Trugdolden aufgebaut sind.

Diese Stellung der Blüthe macht es nun, dass dieselbe auf der einen Seite gegen das Anbohren der Bienen durch die Axe der Inflorescenz geschützt ist, sodass allein an der freien oberen Seite Gefahr besteht. Ich halte es für keine zufällige Coincidenz, dass der Kelch allein an der letztgenannten Seite 5—6 grosse Nectarien trägt, und dass solche auf der gegenüberliegende Seite niemals gefunden wurden. (Taf. VII, Fig. 6.)

Die Leibwache von Ameisen wird daher hier in unmittelbarer Nähe der bedrohten Stelle zusammengehalten. Es werden jedoch immer noch bei *Gm. asiatica*  $\pm$  20 Procent und bei *Gm. parviflora*  $\pm$  40 Proc. der Blumen angebohrt. Bei diesen



beiden Arten lässt die Beschützung daher zu wünschen übrig; bei *Gm. bracteata* aber kommt dieselbe durch eine einfache Aenderung fast der Vollendung nahe, denn von 140 Blumen dieser Art waren nur 4 angebohrt also  $\pm 3$  Procent.

Dieser günstige Effect wird hier durch eine Einrichtung erreicht, die ich sicher eine besondere Adaptation nennen kann, durch welche die Leibwache eine ansehnliche Verstärkung erhält.

Die Bracteen, die bei andern Arten klein sind und schnell abfallen, haben nämlich bei *Gm. bracteata* eine aussergewöhnliche Entwicklung erreicht (Taf. VII, Fig. 5). Dieselben fallen auch nicht ab, sondern bleiben selbst nach dem Reifen der Frucht noch an der Inflorescenz-Axe befestigt. Zwischen diesen grossen Bracteen, und dadurch gegen Licht und Regen geschützt, hat eine ganze Kolonie von Ameisen ihr Lager aufgeschlagen. Es wird ihnen da nicht allein Nahrung, sondern auch Wohnung dargeboten; sie legen dort ihre Eier, warten ihre Larven und haben so keine Ursache, den ihnen anvertrauten Posten nur einen Augenblick zu verlassen.

Betrachten wir jetzt *Thunbergia grandiflora* Roxb. (Taf. IX). In einem früheren Artikel über kleistogame Pflanzen (Annales VIII, pag. 130) habe ich mit einigen Worten bereits darauf hingewiesen, dass *Thunbergia grandiflora* auf eine sehr eigenthümliche Weise Ameisen in unmittelbare Nähe der Krone zu locken versteht, und dieses höchst wahrscheinlich zu dem Zwecke, um den Bienen zu wehren, sich auf heimliche Weise durch Anbohren der Kronröhre des Honigs zu bemächtigen. Ich will daher hier an dieser Stelle diese meine Meinung näher auseinandersetzen, und einige Argumente anführen, welche für meine Auffassung sprechen.

Bei der Gattung *Thunbergia* werden die Blütenknospen durch zwei grosse Bracteolen eingeschlossen (Taf. IX, Fig. 1a), die bei der weiteren Entwicklung der Blüthe auseinanderweichen, um die grosse, zierliche, lichtblaue Blumenkrone durchzulassen. Beim Öffnen der Knospen bleiben diese Bracteolen bald an den oberen Rändern miteinander verbunden (*Th. grandiflora*, *Th. javanica*, *Th. alata* u. s. w.) bald wieder weichen sie oben und



unten auseinander (Th. affinis u. s. w.). Lange Zeit bleiben sie mit dem Blüthenstiel verbunden, und fallen meistens erst mit der Krone selbst ab, oft auch erst später. Entfernt man die Bracteolen, so entdeckt man den sehr eigenthümlichen und kleinen Kelch, der bei den verschiedenen Arten sich sehr verschieden zeigt.

Dieser Kelch verlangt ganz besonders unsere Aufmerksamkeit. In den systematischen Werken wird er als Calyx pluridentulus (Th. fragrans, Th. javanica, Th. hastata u. s. w.) oder als Calyx truncatus beschrieben. Die Th. grandiflora besitzt nun einen Calyx truncatus, oder besser gesagt, der Kelch ist hier zu einer ziemlich dicken Scheibe transformirt, für welche der Name eines Kelches nicht mehr passt. (Fig. 2 und Fig. 3. b.)

Die übrigen Blüthentheile, wie Krone, Staubfäden und Pistill, können vorläufig ausser Betracht bleiben; es sind vor Allem die Bracteolen und der metamorphosirte Kelch, die bei der Mittheilung der näheren Details in Anmerkung kommen.

Die Bracteolen von Th. grandiflora sind bereits in der Jugend von einer ansehnlichen Anzahl Ameisen bedeckt, die durch eine grosse Menge nectarabscheidender Drüsen — welche über die ganze Oberfläche hin zerstreut sind — angelockt werden. Bei keiner andern, mir bekannten Art von Thunbergia werden Nectarien auf den Bracteolen angetroffen. Später, wenn die Krone sich entfaltet hat, hören diese Drüsen auf zu secerniren, und werden dann auch keine oder nur sehr wenige Ameisen dort gefunden.

Die letzteren sind dann verzogen, und haben sich nach dem Inneren begeben, sobald ihnen der Zugang zu dem transformirten Kelche frei gegeben war, welcher letztere eine so grosse Anziehungskraft auf die Ameisen ausübt, dass diese kaum dazu gebracht werden können, ihn zu verlassen. Selbst dann, wenn Bracteolen und Krone abgefallen sind, bleiben sie noch Stunden lang an der Stelle, und man kann ruhig die Blüthe in diesem Stadium pflücken und auf den Tisch legen, ohne dass die Ameisen sich dadurch veranlasst fühlen, die Scheibe zu verlassen. Die glänzende Oberfläche, in Verbindung mit

der grossen Anziehungskraft auf die Ameisen, lässt leicht annehmen, dass man hier eine äussere Honigscheibe vor sich hat — übereinstimmend mit derjenigen, welche in Innern der Krone angetroffen wird — (Fig. 3 c.), und das Bild, welches sich dem bewaffneten Auge zeigt, könnte diese Vorstellung nur verstärken. Wir finden dann, dass die Scheibe mit einer aussergewöhnlich grossen Anzahl kleiner, becherförmiger Körperchen (Fig. 6. a.) in allen Entwicklungsstadien überdeckt ist.

Die Untersuchung mit Fehling'scher Lösung zeigt jedoch, dass diese Becher keinen Zucker ausscheiden, und dass selbst in dem ganzen metamorphosirten Kelche dieses Kohlenhydrat nicht vorkommt. Im Gegentheil lehrt die mikrochemische Untersuchung, dass die Becherchen eine grosse Menge von Proteinstoffen und Fett enthalten, und daher in der Zusammensetzung übereinstimmen mit den „food-bodies“, die von Francis Darwin <sup>1)</sup> zuerst bei *Acacia sphaerocephala* und *Cecropia peltata* beschrieben wurden, den „fruttini da formiche“ von Delpino, Körperchen, die von Schimper näher untersucht und von diesem Belt'sche Körperchen (bei *Acacia sphaerocephala*), und Müller'sche Körperchen (bei *Cecropia adenopus*) genannt wurden <sup>2)</sup> und die, wie Schimper bemerkt, in Constitution und Nahrungswerth sehr mit der grössten Leckerei der Ameisen, den Ameisenpuppen, übereinstimmen. Nach dem, was wir bis jetzt von dergleichen food-bodies obengenannter Pflanzen wissen, und nach der Beweisführung von Schimper, dass diese Körperchen bei *Cecropia* und *Acacia* keinen anderen Zweck haben können, denn als Lockmittel für Ameisen zu dienen, müssen wir auch den Becherchen bei *Thunbergia* dieselbe Bedeutung zuerkennen.

Die Ausscheidung solcher, für die Pflanze selbst so wichtiger Stoffe wie Eiweiss und Fett, ausserhalb des eigentlichen Stoffwechsels, muss vor Allem zurückgeführt werden auf einen damit in Uebereinstimmung stehenden grossen Nutzen, den die Ameisen, welchen diese Nahrung geboten wird, tauschweise dafür an die Pflanze geben.

1) Fr. Darwin. — Journal Linnean Soc. Bot., Vol. XV.

2) Schimper loc. cit., pag. 50 u. 41.

Wenn wir nun im Auge behalten, wie wir bereits oben gezeigt haben, dass die Blüthen von *Thunbergia affinis* und von einer andern *Thunbergia*, die unter dem Namen *Meyena* in Anbau genommen ist, so allgemein von Bienen angehört werden, dass unter den vielen Hunderten von Blüthen niemals eine gefunden wird, die nicht auf diese Weise ihres Nectars beraubt wurde, wenn wir ferner bedenken, dass diese Blüthen wirklich eine aussergewöhnliche Anziehungskraft ausüben, und die Scheibe stets von Ameisen wimmelt, und weiter die Bedeutung der angelockten Ameisen in Beziehung zur Perforation der Krone für bewiesen annehmen, dann kommen wir zu dem Schluss, dass die Bildung der Ernährungsbecher und das Anlocken von Ameisen auf *Thunbergia grandiflora* den Zweck hat, den Bienen das Anbohren der Krone auf dem Niveau des Nectars zu verwehren.

*Thunbergia grandiflora* blüht das ganze Jahr hindurch; jeden Morgen öffnen sich einige Blüthen, die Mittags bereits abfallen. An den vegetativen Theilen werden keine Nectarien angetroffen; die Armee von Ameisen wird das ganze Jahr hindurch von den Nectarien und den food-bodies in der Nähe der Blüthen gefüttert. Diese Blüthen werden sehr eifrig von der grossen Holzbene (*Xylocopa*) besucht. Niemals sah ich, dass diese auch nur ein einziges Mal versucht hätte, die Krone zu perforiren. Dennoch trägt die *Thunbergia* zu Buitenzorg nie Früchte, aus mir unbekannten, vielleicht klimatischen Gründen, denn obwohl sie auf Java vielfach cultivirt wird, gehört sie nicht zur Flora des Malaiischen Archipels.

Der Durchschnitt durch einen metamorphosirten Kelch (Taf. IX, Fig. 6) lehrt uns, dass die Becherchen sich als Trichome aus Oberhautzellen entwickeln. Sie befinden sich auf einem Stiel von ein- und manchmal zwei Zellenhöhen, und die eigenartige Becherform entsteht, wie aus der Zeichnung ersichtlich ist, indem die erste Becherzelle durch verticale Wände in eine Anzahl Tochterzellen getheilt wird, die, am Fusse mit einander verbunden bleibend, auf solche Weise weiterwachsen, dass der Verband im Centrum des vielzelligen Körpers aufgehoben wird,

und dass, während die Zellen sich nach aussen biegen, ihre Gipfel sich mehr und mehr vom Centrum entfernen. Sie erinnern an die sternförmigen Haare, die bei so vielen Pflanzen vorkommen, nur mit dem Unterschiede, dass die Haare mit ihren Seitenwandungen verbunden bleiben, und der Stern dadurch die Form eines Bechers erhält.

Von Wichtigkeit ist es hier, noch darauf hinzuweisen, dass diese Becher nicht so sehr als Neubildungen zu betrachten sind, wovon bei den andern Arten aus dieser Gattung keine Anlagen sich vorfinden. Die Untersuchung an dem sogenannten *Calyx pluridentulus* der andern *Thunbergia*'s lehren uns, dass diese an der ganzen Oberfläche mit drüsentragenden Haaren bedeckt sind, sodass diese Becher als umgebildete Haare betrachtet werden müssen.

Noch eine andere merkwürdige Abweichung an der Blüthe von *Thunbergia grandiflora* ist hier zu besprechen.

Wenn man die Krone derselben mit denen anderer *Thunbergia*'s vergleicht — mit Ausnahme von *Th. laurifolia*, die in Form und Grösse nahezu mit dieser übereinstimmt —, dann fällt direct auf, dass die verhältnissmässig kurze Röhre am oberen Ende plötzlich fast ganz zugeschnürt wird (Fig. 2 d.), während die geringe Öffnung die dadurch übrig bleibt, durch einen Kranz von Haaren und durch flügelartige und faltige Verbreiterungen der zwei obersten Filamente verdeckt wird (Fig. 7).

Diese Oeffnung giebt, neben dem Durchlassen des Stieles, nur noch gerade ausreichende Gelegenheit zum Eindringen der Mundwerkzeuge eines Insectes, das dazu die verbreiterten Filamente auseinanderdrängen muss, lässt aber ganz sicher keinen Raum für eine Ameise übrig, die, sollte sie auch einmal wirklich einge- drungen sein, doch schwerlich wieder herauskommen könnte.

Alles dies findet sich bei *Th. affinis* und *Th. javanica* nur in äusserst geringem Grade entwickelt. Es lässt sich denken, dass diese Einschnürung der Kronenröhre und Verbreiterung der Filamente mit der Thatsache in Verbindung stehen, dass in unmittelbarer Nähe der Blumenkrone sich eine grosse Schaar von Ameisen ansammelt. Diese könnten ihre Untersuchungs-



züge sehr leicht so weit ausdehnen, dass sie bis in die Kronröhre gelangten, und so den Nectar von dem dicken Honigring der den Fruchthnoten umgiebt, wegnähmen, ein Verfahren, das von grossem Nachtheil für die Pflanze sein würde, da es dann kein Insect wagen dürfte, seine Proboscis in solch ein Ameisennest zu stecken, während die Anwesenheit der Ameisen durch die eigenartige Form der Krone nicht direct ins Auge fällt.

Es ist möglich, dass der Leser aus dem, was hier, *Thunbergia grandiflora* und ihr Verhalten zu den Ameisen betreffend, mitgetheilt ist, noch nicht die Ueberzeugung gewonnen hat, dass die Becherchen in der That zur Ernährung der Ameisen bestimmt sind. Ich gebe zu, dass der absolute Beweis für die Richtigkeit dieser These bis jetzt noch nicht geliefert ist, und dass das Gesagte erst dann als bewiesen zu betrachten ist, wenn es glückt, nachzuweisen, dass die Becherchen wirklich gefressen werden. Es ist äusserst schwierig, auf diese Frage eine nach jeder Richtung befriedigende Antwort zu geben. Es ist mir nicht geglückt, durch directe Wahrnehmung diese Sache zu voller Klarheit zu bringen. Die Zahl der Becher auf der Scheibe ist so gross, dass sich dieselben an allen Seiten berühren. Auch finden sie sich in allen möglichen Entwicklungsstadien, von der einfachen Papille einer Epidermiszelle an bis zum ausgewachsenen Becher, vor. Ich habe versucht, diese Frage durch Vergleichung der Anzahl Becher auf der Scheibe am frühen Morgen und am späten Abend zu entscheiden.

Die Blüthe wurde zu diesem Zwecke des Morgens früh gepflückt, von Bracteolen und Krone befreit, auf einen Teller gelegt und mit einem grossen Uhrglas bedeckt, welches mir erlaubte, mittelst einer Handlupe die Bewegungen der Ameisen zu verfolgen. Weiter oben habe ich bereits erwähnt, dass die Anziehungskraft, welche diese Becher auf die Ameisen ausüben, so gross ist, dass auch bei einem solchen Verfahren die Ameisen keine Veranlassung finden, die Scheibe zu verlassen, und so gelingt es leicht, eine Blüthe mit 5—6 Ameisen unter dem Uhrglas zu beobachten.



Es war auf diese Weise nicht schwierig, festzustellen, dass die Becher unaufhörlich mit den Fühlern und Mundtheilen betastet wurden, dass hie und da daran gezerzt wurde, und dass die Becher nicht angebissen wurden. Theilweise angefressene Becher habe ich auch an den Durchschnitten nicht gesehen. Wurde nun dasselbe Object Abends einer Besichtigung unterzogen, dann zeigte sich, dass es bei der grossen Zahl dieser Körperchen unmöglich war, festzustellen, ob einige davon verschwunden waren, wenn auch die Ameisen den ganzen Tag die Scheibe nicht verlassen hatten.

Das ganze Verfahren der Ameisen gab mir die Ueberzeugung, dass sie jeden Becher auf den Grad von Reife zu untersuchen schienen, dass die Becher, wenn sie zur vollen Entwicklung gekommen sind, sich ablösen, gleichwie die Müller'schen und Belt'schen Körperchen, und dann von den Ameisen mitgenommen werden.

Es war aber nicht wahrzunehmen, dass im Laufe des Tages irgendwo ein freier Raum entstand, in Anbetracht dessen, dass jeder leere Raum direct wieder angefüllt wurde, erstens wegen des gedrängten Standes, und zweitens, weil zwischen den ausgewachsenen Bechern überall andere vorkommen, die sich in einem mehr oder weniger entwickelten Stadium befinden und dann Gelegenheit erhalten, sich zu strecken. In dieser Ueberzeugung wurde ich später durch die Untersuchung übereinstimmender Organe einer sehr verwandten Art, nämlich von *Th. laurifolia* Lindl., einer zur Flora Malakka's gehörigen Pflanze, bestärkt.

In vieler Hinsicht kommt diese mit *Th. grandiflora* überein, doch sind die Abweichungen derart, dass sie hier ein nähere Besprechung verdienen.

An erster Stelle finden wir bei *Th. laurifolia* keine Nectarien auf den Bracteolen, wodurch sie sich sofort als eine Pflanze zu erkennen giebt, die es in Bezug auf Myrmecophilie nicht so weit gebracht hat, wie die andern.

Was den metamorphosirten Kelch anbetrifft, so finden sich wieder Becherchen genau von derselben Form wie bei *Th. grandiflora*; sie sind jedoch erstens ansehnlich grösser (Taf. IX, Fig.

5), und ferner sind sie, in Bezug auf ihre Stellung, auf den oberen Rand der Scheibe beschränkt, wo sie in 2 oder 3 Reihen auftreten. Weiter waren alle Becherchen gleich gross, und wurden junge Entwicklungsstadien darunter nicht angetroffen. Wiederholentlich kann man hier Abends leere Zwischenräume zwischen den Bechern wahrnehmen, die nicht direct wieder angefüllt werden.

Es wurden nun noch die Blütenknospen einer ganzen Inflorescenz von *Th. grandifolia* sorgfältig von Ameisen befreit, und der Blütenstand von fernerem Ameisenbesuch durch Umwicklung der Achse mit einem in Oel getauchten Ring von Watte abgeschlossen. Nach dem Abblühen wurde die Scheibe genau untersucht, und es zeigte sich dann, dass verschiedene lose Becher, die braun geworden waren, sich zwischen den andern befanden. Hierdurch wird meine Meinung, dass die Becher im ausgewachsenen Zustande sich lösen, bestärkt, und wenn ich auch nicht den directen Beweis habe beibringen können, dass die Becher auch wirklich aufgezehrt werden, so hoffe ich doch, dass der Leser das Naheliegende einer solchen Annahme mit mir einsehen wird, zumal diese food-bodies doch nicht wohl für Nichts vorhanden sind, und sie von den Ameisen eifrig besucht werden.

---

Ich glaube diesen Abschnitt über die Perforation der Krone nicht abschliessen zu können, ohne noch eine Antwort auf eine Frage zu geben, die beim Leser ohne Zweifel aufkommen wird, nämlich die, ob nun wirklich alle Pflanzen, deren Blüten regelmässig perforirt werden, und die sich nicht unter den Schutz der Ameisen gestellt haben, unerbittlich ihrem Untergang entgegengehen. Dies ist natürlich nicht nothwendig der Fall, denn ausser Myrmecophilie besitzt die Pflanze noch andere Mittel, um den nachtheiligen Folgen zu entgehen, welche aus der unerwarteten Veränderung des Verfahrens der Bienen

sich entwickeln. Oben habe ich mitgetheilt, dass *Ipomoea Nil*, *Thunbergia affinis* und *Th. (Meyena) spec.* im Garten zu Buitenzorg niemals Samen liefern, und da diese Pflanzen sich nicht auf vegetativem Wege fortpflanzen, so versteht es sich wohl von selbst, dass ihr Fortbestehen hier, und überall da, wo die Bienen dieselbe Schlaueit an den Tag legen, nur eine Frage der Zeit ist.

Es lässt sich übrigens denken, dass diese Insecten noch nicht überall da, wo die Pflanze vorkommt oder eingeführt worden ist, dieselbe Gewohnheit angenommen haben; wenn man jedoch im Auge behält, dass diese üble Gewohnheit nicht nur im Malaiischen Archipel, sondern auch in Europa, den Vereinigten Staaten von Amerika und im Himalayagebiet <sup>1)</sup> festgestellt worden ist, so kann man annehmen, dass sie bereits allgemein ist, oder dass auf jeden Fall eine Zeit kommen wird, wo sie allgemein geworden sein wird.

Den Pflanzen, die dann keine Frucht mehr produciren, ist die Gelegenheit genommen, in ihren Nachkommen derart variiren zu können, dass daraus im Laufe der Zeiten Formen entstehen, die, sei es auf dem Wege der Myrmecophilie, sei es auf andere Weise, den aus der Beschädigung durch die Bienen erwachsenden grossen Nachtheilen zu entgehen wissen.

In kürzerer oder längerer Zeit müssen daher genannte Pflanzen aussterben, es sei denn, dass zeitig genug in den Gegenden, wo die Biene noch nicht zu der Anwendung dieser nachtheiligen Operation übergegangen ist, durch zweckentsprechende Adaptation dagegen Front gemacht wird.

Dass auf diese Weise bereits manche Art ausgestorben ist, halte ich für ebenso sicher, wie dass sich Formen mit specieller Adaptation gebildet haben, wie dies oben beschrieben wurde.

Es ist nun auch bereits a priori zu erwarten, dass aus andern Pflanzen, deren Staubfäden und Pistille mit Beziehung auf einander so gestellt waren, dass dann und wann auch Selbstbefruchtung möglich war, sich im Laufe der Zeiten Formen

---

1) Vide Darwin, loc. cit., p. 426.

entwickelt haben, wobei diese für die Pflanze höchst nützliche Eigenschaft mehr und mehr sowie stets besser geregelt wurde, und es lehrt nun die Untersuchung von Pflanzen, deren Blüthen durch Bienen perforirt werden, nicht allein, dass viele derselben sich regelmässig selbst bestäuben, sondern auch, dass sie Einrichtungen gewisser Art besitzen, die nicht anders aufgefasst werden können denn als specielle Adaptationen, um diese Art der Befruchtung so vollkommen wie möglich zu machen.

Nun ist es sehr auffallend, dass diese Adaptationen zur Beförderung der Selbstbestäubung gerade bei den Pflanzen angetroffen werden, die sich nicht durch Anlocken von Ameisen gegen das Anbohren der Krone zu sichern wissen, sodass Myrmecophilie und Selbstbefruchtung bei ein und derselben Gattung abwechseln.

Obschon der letzte Gegenstand nicht in einen Artikel über Myrmecophilie hineingehört, glaube ich doch einen Augenblick dabei stehen bleiben zu müssen, weil er in directer Beziehung zur Perforation der Krone steht, und diese unvollständig behandelt sein würde, wenn nicht zugleich auf eines der hauptsächlichsten Mittel hingewiesen würde, welches die Natur gebraucht, um diesem Uebel zu steuern.

Von den *Fagraea*-Arten habe ich bereits mitgetheilt, dass *F. crassifolia* und *F. littoralis* sich gegen das unregelmässige Verfahren der Bienen durch Anlocken der Ameisen auf den Kelch zu schützen verstehen, während *F. imperialis* und *F. oxyphylla* keine Kelchnectarien besitzen. *F. imperialis* wird, wie bereits gesagt wurde, durch Vögel befruchtet; die drei andern aber werden von ein und derselben *Xylocopa* besucht.

Die Untersuchung dieser Bäume, einige Wochen nach dem Abblühen, zeigt uns nun, dass *F. oxyphylla*, deren Blüthen alle perforirt werden, mit ihren schönen perlfarbigen Früchten buchstäblich bedeckt ist, während die beiden myrmecophilen Arten nur mässig fruchtbar sind, was besonders von *F. crassifolia* gilt. Hieraus sollte man schon direct schliessen können, das *F. oxyphylla* augenscheinlich durch das Anbohren der Krone



keinen Nachtheil erleidet, und dass dies auch wirklich nicht stattfindet, folgt noch aus der Thatsache, dass diese Species auf Java am meisten verbreitet ist, und auf den höher gelegenen Bergstrecken sehr allgemein vorkommt, „sylvam fere formans“ wie Junghuhn sagt.

Nähere Untersuchung der Blüthen lehrt nun, dass *F. imperialis*, *F. Borneensis* <sup>1)</sup>, *F. euneura*, *F. crassifolia* u. *F. littoralis* alle streng dichogam proterandrisch sind, mit einer Blüthezeit von zwei Tagen. Den ersten Tag befinden sich die Blüthen im männlichen Stadium; der Griffel ist dann noch merklich kürzer als die Staubfäden. Am zweiten Tage sind die Staubfäden in welchem Zustande auf die Kronröhre herabgesunken, während der Griffel sich zur normalen Länge entwickelt und durch eine leichte Krümmung die Narbe nach oben gekehrt hat.

Beim Abfallen der Krone besteht daher keine Gelegenheit für die Narbe, Blüthenstaub aufzunehmen, da die nach oben gerichtete Narbe während des Abfallens nicht mit den schlaff niederhangenden Antheren in Berührung kommen kann. *Fagraea crassifolia* und *F. littoralis* sind daher in ihrem Fruchtausatz ganz von Insectenbesuch abhängig, und nur diejenigen Blüthen werden befruchtet, die von *Xylocopa* auf normale Weise besucht werden, d. i., wie oben mitgetheilt, 30 % von der ersteren und 60 % der letzteren Art.

Welch grosser Dienst wird daher seitens der Ameisen diesen beiden Arten als Gegendienst für den dargebotenen Nectar erwiesen!

Bei den Blüthen von *F. oxyphylla*, welche Art nicht myrmecophil ist, wird auf die einfachste Weise, die sich denken lässt, dem Nachtheil ein Ende gemacht, der für sie durch die Proterandrie entstehen könnte. Beim Öffnen der Blüthe hat der Griffel bereits eine derartige Länge, dass die Narbe mit 1 oder 2 aufgesprungenen Antheren in Berührung kommt und sich so schon sofort mit einer ansehnlichen Menge von Blüthenstaub versieht. Die Narbenpapillen secerniren jedoch noch nicht, und am Abend des ersten Blüthetages kann man den

---

1) *Fagraea Borneensis* hat eine ganz abweichende Blumenkrone, mit einer langen, ziemlich schmalen Kronröhre; sie wird wahrscheinlich auch durch Vögel befruchtet.



Blüthenstaub noch in ungekeimtem Zustande auf der Narbe vorfinden. Am folgenden Tage erst, wenn die Narbenflüssigkeit reichlich ausgeschieden wird, gehen die Blüthenstaubkörner in Keimung über; die Verlängerung des Stempels und das Aufheben der nachtheiligen Dichogamie können schwerlich anders aufgefasst werden denn als specielle Adaptation zur Sicherung der Aufnahme des Blüthenstaubes.

Die Gattung *Ipomoea* ist in dieser Hinsicht nicht weniger interessant.

Wie bereits gesagt wurde, kommt Myrmecophilie hier nur sehr selten vor, während dagegen bei den überwiegend meisten Species die Narbe in directem Contact mit den aufspringenden Antheren ist.

Bei vielen Arten wird die Krone regelmässig angebohrt und fällt schon sehr bald nach der Perforation ab. Aber auch in den Fällen, wo sie von den Bienen nicht beschädigt wird und durch ein Netz oder eine Glasglocke von dem Besuch der *Xylocopa* abgeschlossen ist, fällt sie doch an dem Nachmittag desselben Tages ab, an dem die Blüthe sich geöffnet hat. Die meisten *Ipomoea*'s klettern an Baumstämmen empor, andere dagegen kriechen auf dem Boden, wie *Ipomoea Pes caprae* und *Ipomoea reptans*, und nun ist es sehr auffallend, dass die letzteren nicht, oder doch nur sehr selten, perforirt werden. Möglicherweise ist der Grund hierfür darin zu suchen, dass die Blüthen zu nahe am Boden stehen und dass die Biene während der Perforation und des dadurch bedingten Niederbiegens der Krone Gefahr läuft, in unsanfte Berührung mit dem Boden zu kommen. Bei *Ipomoea* (*Pharbitis*) *Nil*, *I. (Pharbitis) hispida*, *I. (Pharbitis) Learii*, *Ipomoea spec.* Singapore und *I. (Pharbitis) limbata*, die alle Kletterpflanzen sind, ist Perforation der Krone Regel.

Bei diesen Pflanzen hat die Narbe, wenn sie sich nicht bereits während der Blüthezeit mit Blüthenstaub versehen hat, stets Gelegenheit, solchen beim Abfallen der Krone aufzunehmen, da sich die Narbe niemals unter den Antheren, sondern stets ein wenig über diesen oder in gleicher Höhe mit ihnen befindet. Nun ist in Bezug auf die Staubfäden eine

Eigenthümlichkeit zu erwähnen, die ich nicht für unbedeutsam halte, nämlich diese, dass die Filamente alle von verschiedener Länge sind, sodass von den Staubbeuteln einer immer nahezu in die Verlängerung eines anderen fällt. Hierdurch legt die Narbe beim Abfallen der Krone einen langen Weg längs den aufgesprungenen Antheren zurück und hat in Folge dessen viel mehr Gelegenheit, Blütenstaub aufzunehmen, als wenn alle Filamente von derselben Länge und die Antheren in derselben Höhe angebracht wären.

Nun würde es sehr gewagt sein, in dieser verschiedenen Länge der Staubfäden direct etwas Anderes zu erblicken, als eine sehr glückliche Coincidenz, die der Pflanze sehr zu statten kommt. Die Möglichkeit besteht doch immerhin, dass dieser auffallende Längenunterschied zu ganz anderen Zwecken zu Stande gekommen ist, und wir haben daher nicht sofort das Recht, dies als eine specielle Adaptation zu betrachten, welche die Pflanze sich erworben habe, um die Gelegenheit zur Selbstbefruchtung zu vergrößern, eine Adaptation, welche die Pflanze dann erhalten hätte, nachdem an die Stelle des regelmässigen Besuches der Biene der Raub des Nectars durch Einbrechen getreten war. Ich meine jedoch, dass die folgenden Argumente als Stütze dieser letzteren Auffassung nicht ganz ohne Bedeutung sind.

Es ist bekannt, dass Selbstbestäubung bei dieser Gattung vorkommt <sup>1)</sup>. Darwin hat bereits darauf hingewiesen, dass *Ipomoea purpurea* L. (*Pharbitis hispida*) mit eigenem Blütenstaub sehr fruchtbar ist, und dass die Menge Samen, die durch Selbstbestäubung erhalten wurde, nicht geringer ist als die durch Kreuzung verschiedener Individuen untereinander erhaltene. Aber Darwin weist zugleich auf eine Eigenthümlichkeit hin, die nach meiner Meinung nicht gut anders als durch eine Adaptation zur Beförderung der Selbstbestäubung zu erklären ist. So lange die Blüten geschlossen sind, befindet sich die Narbe oberhalb der Antheren; je mehr sich die Blüthe jedoch dem

---

1) Cross- and Self-fertilisation, Chap. II, pag. 28.

Augenblicke, wo sie sich öffnet, nähert, nehmen die Staubfäden an Länge zu, und ihre Antheren streichen dabei an der Narbe vorbei, der dadurch Gelegenheit geboten wird, Blüthenstaub aufzunehmen <sup>1)</sup>).

Dieses eigenthümliche Wachsen der Staubfäden während der Anthese ist keine nur der *Ipomoea* (*Pharbitis*) *hispida* eigene Erscheinung; im Gegentheil habe ich sie bei vielen anderen Arten, die ich genauer zu studiren Gelegenheit hatte, wahrgenommen; was aber besondere Erwähnung verdient, die Verlängerung ist nicht bei allen Arten dieselbe. Bei *Ipomoea* (*Pharbitis*) *Nil Chois.*, *Ipomoea* (*Pharbitis*) *Learii*, *Ipomoea* (*Pharbitis*) *spec.* Singapore und *Ipomoea* (*Pharbitis*) *hispida* wachsen nämlich alle Staubfäden zur Zeit der Anthese mehr oder weniger aus. Der Längenunterschied des grössten Staubfadens vor und nach der Anthese ist oft 8 mm. Da nun das Längenwachsthum der Staubfäden sehr verschieden ist, fällt von den Antheren, wie schon oben gesagt wurde, je eine nahezu in die Verlängerung einer andern, und bieten sie zusammen der Narbe beim Abfallen der Blumenkrone eine Bestäubungsfläche dar, die bei *Ipomoea Nil* manchmal 22 mm. beträgt. Bei genannten Arten ist es Regel, dass die Krone perforirt wird.

Es fällt nun sofort auf, dass bei den beiden, bereits oben genannten Arten, *I. Pes caprae* und *I. reptans*, die nicht perforirt werden, nur 2 von den 5 Staubfäden sich während der Blüthezeit ansehnlich verlängern und längs dem Stempel hinstreichen, während die übrigen nahezu auf derselben Höhe bleiben wie vor dem Öffnen der Krone. Hierdurch ist somit die Verlängerung der Bestäubungsfläche ansehnlich geringer, und es ist nicht gewagt, dies in Verbindung zu bringen mit dem Factum, dass die Blüthen dieser beiden Arten auf normale Weise von den Bienen besucht werden.

Dies ist sicherlich bereits ein Argument, das für die oben angeführte Auffassung spricht; es ist jedoch noch mehr zu deren Gunsten zu bemerken.

---

1) Vergleiche auch A. Burgerstein. Einige Beobachtungen an den Blüthen der Convolvulaceen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Jahrg. VII, Heft 9, Dec. 1889.

*Ipomoea filicaulis* Bl., die in der Umgebung von Buitenzorg gar nicht selten ist, sowie *Ipomoea linifolia* Bl., eine Pflanze von den Molukken, sind beide kleinblüthige Arten, welche offenbar ganz anderen Besuchern angepasst sind und daher von *Xylocopa* auch nicht perforirt werden.

Bei diesen beiden Arten ist nun fast gar kein Unterschied in der Länge der Staubfäden zu bemerken. Der Unterschied zwischen dem höchsten und niedrigsten Staubbeutel beträgt hier höchstens ein Drittel der Länge des Staubbeutels; die Narbe ragt stets über die Spitzen der Staubfäden hinaus und ist ausser Berührung mit dem Blüthenstaub. Diese Pflanzen werden auf normale Weise von Insecten besucht und befruchtet.

Dies Alles lässt mich glauben, dass die eigenthümliche Verlängerung der Filamente, die bei einer sehr grossen Anzahl Arten dieser Gattung wahrgenommen wird, von grösserer Bedeutung als eine zufällige Coincidenz ist, und die Meinung, dass es wohl wirklich als eine specielle Adaptation zu betrachten sei zu dem Zwecke, die Selbstbestäubung so gut wie möglich zu regeln, nachdem die *Xylocopa* die Bestäubung der Narbe nicht mehr auf sich nimmt, wird beinahe zur Gewissheit, sobald es möglich ist, den Beweis zu führen, dass bei derselben Gattung derselbe Zweck noch auf einem andern Wege erreicht wird.

Ich will daher noch die Art der Selbstbefruchtung einer Pflanze beschreiben, die in der Horticultur unter dem Namen *Pharbitis limbata elegantissima* bekannt ist, obgleich sie sehr ansehnlich von *Ph. limbata* Lindl. abweicht. Diese Art hat viele Merkmale mit *Ph. hispida* Chois. gemein, und scheint mir noch nicht beschrieben zu sein (Taf. VIII, Fig. 3, 4, 5, 6).

Bei dieser *Ipomoea* sind die Staubfäden wie bei den so eben genannten Arten von verschiedener Länge, obschon der Abstand zwischen der Spitze der höchsten und der Basis der niedrigsten Anthere nur 10—12 mm. beträgt und daher ungefähr die Hälfte des Abstandes bei anderen Arten zeigt.

Die Narbe ist hier jedoch ansehnlich höher angebracht als bei den anderen Arten. Der Abstand von der Narbe bis zur



Spitze der höchsten Anthere beträgt in einigen Blüthen nicht weniger als 15 mm. Bei einem derartigen ansehnlichen Höhenunterschiede ist die Selbstbefruchtung zur Zeit des Abfallens der Blumenkrone lange nicht sicher genug, denn der Griffel kann sehr leicht beim Abfallen zwischen den Staubfäden hindurchgleiten und die Narbe ausser Berührung mit dem Blütenstaub bringen.

*Pharbitis limbata elegantissima* befruchtet sich daher auch auf ganz andere Weise.

In der jungen, noch ungeöffneten Blütenknospe finden wir den Griffel um einen Winkel von 180° umgebogen, sodass die Narbe sich mit zwei bereits aufgesprungenen Antheren in unmittelbarer Berührung befindet, und der Blütenstaub direct auf der Narbe abgesetzt wird. Ist die Blüthe ganz geöffnet, dann richtet sich der Griffel nach oben, um sich endlich vollständig zu strecken, und nun macht es wenig aus, ob die Krone einige Augenblicke darnach angebohrt wird und dann abfällt, ohne durch eine Biene auf regelmässige Weise besucht zu sein, in Anbetracht, dass der Stempel bereits in der Knospe bestäubt worden ist. Die Pflanze ist sehr fruchtbar, jede Blüthe lässt eine Frucht reifen.

Weiter bringe ich noch in Erinnerung, dass bei *Ipomoea Pes tigridis* nach Dillenius kleistogame Blüthen vorkommen <sup>1)</sup>, die als nichts Anders betrachtet werden können denn als Organe, bestimmt, durch Selbstbestäubung die Production von Samen bei Pflanzen zu unterstützen, die nicht mehr oder doch nur höchst selten von Insecten besucht werden <sup>2)</sup>. Wir sehen daher, dass bei der Gattung *Ipomoea* Selbstbestäubung erstens ziemlich allgemein vorkommt und zweitens auf sehr verschiedene Weise zu Wege gebracht wird.

Wenn man nun im Auge behält, dass betreffs der eigen-

---

1) H. v. Mohl. Einige Beobachtungen über dimorphe Blüthen. Bot. Zeit., 1863, N. 42, pag. 310.

2) Burck. Ueber Kleistogamie im weiteren Sinne. Ann. du jard. bot. de Buitenz., Vol. VIII, p. 122—164.



thümlichen Verlängerung der Staubfäden, sowie des auffallenden Niveauunterschiedes der Antheren bis jetzt noch keine Erklärung gegeben ist, und diese Erscheinung für die Befruchtung durch Insecten als von wenig Nutzen muss erachtet werden, so kommen wir am Ende zu der Schlussfolgerung, dass sie in der That als eine specielle Adaptation angesehen werden muss, um der Narbe während des Abfallens der Krone die grösstmögliche Gelegenheit zu geben, sich mit Blütenstaub zu versehen.

Nun fürchte ich, dass der Leser hier den Einwurf machen wird, dass die Selbstbestäubung doch jedenfalls eine Art von Befruchtung ist, die viel zu wünschen übrig lässt, da doch gerade bei einer der genannten Pflanzen, *Ipomoea purpurea*, durch Darwin auf experimentellem Wege nachgewiesen ist, dass die auf solche Weise erhaltene Nachzucht bereits früh ihre Lebensenergie verliert. Was noch mehr sagt, die Resultate der Untersuchung über das Verhalten der durch Selbstbestäubung entstandenen Nachkömmlinge von *Ipomoea purpurea* — gegenüber denjenigen, welche der Kreuzung der Mutterpflanzen ihr Entstehen zu verdanken haben — bilden in gewissem Sinne mit die Basis der These, dass es für jede Art eine absolute Nothwendigkeit ist, sich dann und wann, sei es auch in langen Zwischenräumen, mit einem andern Individuum zu kreuzen. Man sollte auch noch eher geneigt sein, auf die Selbstbestäubung bei dieser Gattung wenig Werth zu legen, nach der Angabe, dass *Ipomoea Pes caprae* und *Ipomoea reptans* thatsächlich mit eigenem Blütenstaub nahezu steril sind und dass auch *Ipomoea Nil* im Garten zu Buitenzorg niemals Früchte trägt <sup>1)</sup>.

---

1) Die allgemein auf Java cultivirte *Ipomoea Nil* muss hier ausser Betracht bleiben, da sie eine ganz abnorme Pflanze geworden ist. Ihre vollständige Unfruchtbarkeit ist zum Theil der Thatsache zuzuschreiben, dass der Griffel beim Abfallen der Krone das Gewicht derselben nicht tragen kann und mitabfällt, was bei keiner einzigen anderen Art gefunden wird. Dies erscheint mir als eine Anomalie, die jene Art durch die Cultur erhalten hat. Sie wurde von Zollinger auf der Insel Lombok entdeckt und wahrscheinlich von ihm nach Java mitgebracht. Nach Horsfield würde sie auch auf Java wild vorkommen, aber dieser sagt nicht, wo sie von ihm gefunden wurde, sodass es schwierig ist, festzustellen, wie sich die Pflanze in uncultivirtem Zustande verhält.

Ich glaube die These jedoch vertheidigen zu können und meine, dass die Sache auf folgende Weise aufgefasst werden muss.

Es ist kaum denkbar, dass alle Arten der Gattung *Ipomoea*, die jetzt die eigenthümliche Verlängerung der Bestäubungsoberfläche besitzen, diese Adaptation als solche erhalten haben. Die verschiedenen Arten würden dann, obschon unter ganz verschiedenen äusseren Bedingungen lebend, alle in ein und derselben Richtung variirt haben, was kaum anzunehmen ist.

Vielmehr halte ich es für wahrscheinlich, dass die gemeinschaftliche Stammpflanze dieser Arten jene Adaptation sich erworben hat, und diese durch Vererbung auf die verschiedenen Formen übergegangen ist, die im Laufe der Zeit aus der Stammform sich entwickelt haben. Die Stammpflanze wäre dann in hohem Grade mit eigenem Pollen fruchtbar gewesen und ganz unempfindlich für die Folgen einer fortgesetzten Selbstbefruchtung. Die eigenthümliche Verlängerung der Stamina bei einer bestimmten Art muss daher nicht als eine von dieser Art erworbene Adaptation, sondern als eine vererbte Eigenschaft aufgefasst werden, und braucht diese also nicht für jede Art von Nutzen zu sein. Die kleinblüthigen Arten *Ipomoea filicaulis* und *Ipomoea linifolia*, die nicht von *Xylocopa* besucht und perforirt werden, haben aus dieser Verlängerung sehr wenig Vorthail gezogen, da die Narbe bereits durch Insecten befruchtet ist, bevor die Krone abfällt, und von dieser Staubfädenverlängerung ist daher auch nur wenig noch zu sehen. Andere Arten wie *Ipomoea reptans* und *Ipomoea Pes caprae* hatten hiervon ebenso wenig Vorthail, weil ihre Blüthen, da sie am Boden stehen, bereits eine Sicherung gegen einen auf unregelmässige Weise erfolgenden Besuch der Bienen fanden. Eine Neigung zur Verminderung der Fruchtbarkeit bei eigenem Blüthenstaub wurde im Lauf der Zeiten nicht aufgehoben, weil die Narbe regelmässig anderes Pollen empfang, und diese kann selbst zu vollständiger Sterilität ohne Nachtheil für die Art geführt haben. Auch bei diesen Arten kehren die Stamina zu ihrer ursprünglichen Länge zurück, und nur 2 von den

5 zeigen noch die Eigenthümlichkeit einer Verlängerung.

Bei andern Arten, *Ipomoea purpurea* (*I. hispida*) z. B. muss die Neigung zur Sterilität bei Selbstbefruchtung zum totalen Untergang führen. Diese Neigung wird daher so gut wie möglich aufgehoben, und hierin hat es die Pflanze in der That weit gebracht, obschon viele ihrer Individuen doch immer noch für eine lang fortgesetzte Inzucht empfindlich sind; ich sage ausdrücklich „viele ihrer Individuen“, weil in dieser Beziehung beträchtliche individuelle Verschiedenheiten vorkommen.

Ich bringe hier in Erinnerung, was von Darwin betreffs der von ihm „Hero“ genannten Pflanze mitgetheilt wird.

Es ist nun auch sehr wohl denkbar, dass andere Arten keine Neigung zur Sterilität bei eigenem Pollen erhielten und in dieser Hinsicht dieselben Eigenschaften wie die ursprüngliche Mutterpflanze bewahrten, wie dies thatsächlich bei *Ipomoea Pes tigridis*, die kleistogame Blüten trägt, der Fall ist.

Will man nun den Einfluss einer lang fortgesetzten Selbstbestäubung studiren, und wählt man dazu eine *Ipomoea*, dann ist das Resultat der Untersuchung nicht vollkommen unabhängig von der Wahl. Es besteht die Möglichkeit, eine Pflanze zu wählen, die für Selbstbefruchtung ausserordentlich empfindlich ist, während es ebenso möglich ist, eine solche zu wählen; die sich nicht im mindesten dafür empfindlich zeigt und bei der selbst eine Kreuzung durchaus nichts Gutes schafft, wie dies z. B. bei Darwin's *Ipomoea purpurea* „Hero“, bei *Mimulus luteus*, *Thunbergia alata*, *Pisum sativum* <sup>1)</sup>, *Nicotiana tabacum*, *Canna Warscewiczii* und anderen der Fall zu sein scheint. Da Darwin nun bereits gezeigt hat, dass Pflanzen, die viele Generationen hintereinander sich durch Selbstbefruchtung fortpflanzt haben, sich auch mehr und mehr dieser Weise der Vermehrung angepasst haben, so darf man wohl mit Recht erwarten, dass auch bei der Gattung *Ipomoea* noch andere Arten als *I. Pes tigridis* angetroffen werden können, die für die Folgen einer lang fortgesetzten Inzucht weniger empfind-

---

1) Vide Darwin. Cross- and Self-fertilisation, Chap. VII, p. 264.

lich sind als *Ipomoea purpurea*, mit der Darwin experimentirte.

Es ist noch nicht ausgemacht, ob die thatsächliche Selbstbestäubung bei dieser Art eine Adaptation ist, welche die Art sich erworben hat, oder eine, von einer ursprünglichen Stammform ererbte Eigenschaft, und Letzteres hat sogar viel mehr Wahrscheinlichkeit für sich als das Erstere, wie ich hier oben gezeigt habe. Die eigenthümliche Art von Selbstbefruchtung bei *Ipomoea limbata elegantissima*, ähnelt viel mehr einer von der Art selbst erworbenen Adaptation, und es ist viel Grund vorhanden für die Annahme, dass Versuche, in demselben Sinne ausgeführt, wie sie Darwin mit den Abkömmlingen van *Ipomoea purpurea* angestellt hat, zu ganz anderen Resultaten geführt haben würden.

Ich möchte hier noch an das erinnern, was ich in einer früheren Arbeit <sup>1)</sup> gezeigt habe, dass sich nämlich verschiedene Arten von *Artabotrys*, *Unona* und *Goniothalamus* mit kleistogamen Blüthen aus einer kleistogamen Stammform entwickelt haben.

Es ist in der That auffallend, wie wenig die Biologen den Ergebnissen der bewunderungswerthen Untersuchungen Darwin's auf diesem Gebiete Rechnung tragen, und ich halte es nicht für überflüssig, hier in Erinnerung zu bringen, was Darwin in seinem Abschnitt über die *Self-fertile varieties* <sup>2)</sup> anführt:

„We may therefore conclude from the facts given, that varieties sometimes arise which when self-fertilised possess an „increased power of producing seeds and of growing to a greater „height, than the intercrossed or self-fertilised plants of the „corresponding generation — all the plants being of course „subjected to the same conditions. The appearance of such „varieties is interesting, as it bears on the existence under „nature of plants which regularly fertilise themselves, such as „*Ophrys apifera* and a few other orchids, or as *Leersia oryzoides*,

---

1) Eenige bedenkingen tegen de theorie van Weismann, aangaande de beteekenis der sexueele voortplanting in verband met de wet van Knight-Darwin. *Natuurk. Tijdschr. voor Nederl. Indië*, Deel XLIX, Afl. 4.

2) Darwin, loc. cit., Chap. IX, pag. 350.



„which produces an abundance of cleistogene flowers, but most rarely flowers capable of cross-fertilisation”.

Es ist hier nicht der Ort, diesen Gegenstand weiter zu behandeln, aber auf Grund von diesem Allen halte ich es nicht für zu gewagt, die Folgerung zu ziehen, dass die eigenthümliche Verlängerung der Staubfäden, wodurch die Antheren in die Verlängerung von einander fallen — wie dies bei der Gattung *Ipomoea* sich auffallend zeigt — in der That als eine Adaptation aufzufassen ist, welche die Pflanze sich zu dem speciellen Zwecke erworben hat, der Selbstbefruchtung Vorschub zu leisten, jedoch in dem Sinne, dass sie nicht überall, wo sie jetzt vorkommt, als eine durch die Art erworbene Adaptation anzusehen ist, sondern bei vielen Species nichts Anderes als eine von einer ursprünglichen Stammform ererbte Eigenschaft bedeutet, welche für einige der Nachkömmlinge überhaupt keinen Vortheil bietet, für andere jedoch eine Lebensfrage geblieben ist.

Zum Schluss erinnere ich noch daran, dass nach Schumann<sup>1)</sup> auch bei *Canna indica*, die gleichfalls durch Bienen regelmässig perforirt wird, specielle Adaptation an Selbstbestäubung vorkommen soll.

---

#### MYRMECOPHILIE BEI *MEMECYLON RAMIFLORUM*. Desv. (Pl. X).

*Memecylon ramiflorum* Desv., eine zu den Melastomaceen gehörige und von Ceylon stammende Pflanze, zeichnet sich als ein zierliches Bäumchen aus, das im bot. Garten zu Buitenzorg das ganze Jahr hindurch Blüthen und Früchte trägt. Die Blüthen, in dichten, doldenförmigen Wirteln in den Achseln der gegenüberstehenden Blätter stehend, sind von hübscher Farbe, mit rosarother Kelchröhre und dunkelvioletten Blütenblättern.

---

1) K. Schumann. Einige Bemerkungen zur Morphologie der Cannablüthe. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. VI, pag. 66.



Die 8 Staubfäden stehen in zwei Reihen um den Griffel herum, der in eine punktförmige Narbe endigt. Die Antheren haben eine sehr eigenthümliche Form und werden in den systematischen Werken beschrieben als „securiformes „rima antica duplici dehiscentes connectivo postice in calcar „conicum (subtus?) excavatum productum“.

Es ist gerade dieser Sporn des Connectives, worauf ich die Aufmerksamkeit lenken möchte. Er enthält nämlich auf der oberen Seite ein überreich secernirendes Nectarium, das sich durch seine gelbe Farbe deutlich von dem dunkelvioletten Sporn abhebt (Fig 3, 5, u. 6 a).

Es ist bekannt, dass bei den Melastomaceen verlängerte Connective allgemein angetroffen werden; dass diese Connective jedoch Nectarien tragen, ist, soweit mir bekannt, noch bei keiner einzigen Pflanze bis jetzt beobachtet worden.

Die Blüthe selbst weist darauf hin, dass sie in constanter Relation mit kleinen, honigsuchenden Bienen die Form und Grösse erhalten hat, welche sie jetzt besitzt. Die Nectarien auf den Connectiv-Spornen können unmöglich als zu dem Zweck angelegt betrachtet werden, um diesen Besuchern den nöthigen Nectar zu verschaffen, denn wäre das der Fall, so würde die Blüthe gewiss niemals die gegenwärtige Form angenommen haben <sup>1)</sup>.

---

1) Es ist befremdend genug, dass man wiederholt in den Handbüchern und Artikeln, die über Blüthen und deren Befruchter handeln, angegeben findet, dass diese oder jene Blüthe, die offenbar einer bestimmten Klasse von Insecten, wie Bienen oder Schmetterlingen, angepasst ist, von kleinen Fliegen oder andern Insecten bestäubt wird, die dann zugleich als die gewöhnlichen und normalen Befruchter der Blüthe gekennzeichnet werden. Es ist aber oft allzu klar, dass die Blüthe unmöglich ihre Form, Grösse und Farbe angenommen haben kann, um diese kleinen Insecten anzulocken, die eigentlich nichts Anderes sind als »ungenöthigte Gäste“. Ich meine, dass es als biologischer Grundsatz betrachtet werden muss, dass sich die Blüthen in fortdauernder Relation mit einer bestimmten Insectenklasse entwickelt haben, und dass da, wo wir Insecten von ganz anderem Bau antreffen, diese stets nur als »zufällige Besucher“ oder »ungenöthigte Gäste“ betrachtet werden können.

Wenn eine Blüthe, die sichtlich dazu bestimmt ist, durch Lepidopteren mit langem Rollrüssel bestäubt zu werden, von kleinen Käfern oder Fliegen besucht wird, dann mag dies für die Pflanze oft wohl sehr vortheilhaft sein, vor Allem,

Sie nehmen ausserdem noch einen sehr ungewöhnlichen Platz ein. Alles weist darauf hin, dass sie erst von einem viel späteren Datum sind, und angelegt wurden, als die Blüthe bereits lange die gegenwärtige Form, Grösse und Farbe angenommen hatte.

Nirgends in der Natur wird Zucker ausgeschieden, wo die Pflanze nicht selbst einen Vorthail daraus zöge, der den Verlust dieses kostbaren Materials wieder gut machte, und es liegt daher auf der Hand, dass diese Connectiv-Nectarien als zu dem Zweck angelegt zu betrachten sind, andere Insecten anzulocken als die ursprünglichen Besucher, mit denen sie in Relation sich entwickelt hat, und das höchstwahrscheinlich aus dem Grunde, um die Bestäubung besser zu regeln, weil die gewöhnlichen Besucher aus der einen oder anderen Ursache nicht genügend mehr dafür sorgten.

In den Blüthenständen nun, zwischen den Blüthen, findet man stets eine grosse Anzahl gewöhnlicher schwarzer Ameisen, deren beständige Gegenwart darauf hindeutet, dass sie auf die eine oder andere Weise dorthin gelockt worden sind.

Werden diese Ameisen nun durch die Connectiv-Nectarien angelockt? Ist diesen Insecten die Befruchtung der Blüthe übertragen? Ganz unmöglich schien mir das nicht. Es liessen sich in der That Argumente anführen, die dafür sprechen. Erstens hat die Erfahrung gelehrt, dass überall da, wo Nectarien auf den Blüthentheilen oder ausserhalb derselben angetroffen werden, sie zu dem besonderen Zwecke angelegt zu sein scheinen, Ameisen anzulocken. Zweitens kann man sich schwer vorstellen, dass die Nectarien an diesen Orten angelegt sein sollten, um andere Insecten anzulocken, weil diese sich nicht leicht da niederzulassen wagen, wo Ameisen ihr Lager aufgeschlagen haben. Ueberdies kam mir jene Auffassung auch des-

---

wenn ihre gewöhnlichen Besucher ausbleiben, und sie Gefahr läuft auszusterben; für den Biologen jedoch, der seine Betrachtungen hierauf basirt, hat ein derartiger Insectenbesuch erst dann Bedeutung, wenn dabei zugleich nachgewiesen werden kann, dass die Blüthe auch specielle Adaptationen besitzt, um solche Besucher anzulocken. Diesem Grundsatz wird aber nur allzu oft ganz und gar keine Rechnung getragen.

halb nicht ganz unwahrscheinlich vor, weil die Ameisen, wenn sie von Anthere zu Anthere laufen, um sich an dem Nectar zu laben, dabei doch unvermeidlich Blütenstaub auf die Narbe bringen müssen, da solcher nach dem Zurückweichen der sehr dünnen Antherenwand oben auf dem Staubbeutel in dichter Masse liegen bleibt (Fig. 6). Die Ameisen müssten nun beim Aufsaugen des Nectars mit ihren Extremitäten die Pollenmasse gleichsam verstäuben, und auf diese Weise würden unvermeidlich einzelne Körner auf die punktförmige Narbe gelangen.

So oft ich nun aber auch die Pflanzen besuchte, niemals fand ich eine Ameise damit beschäftigt, sich an dem dargebotenen Nectar zu laben.

Da ich glaubte, dass dies doch in der That die einzige Erklärung dafür sein könnte, dass die Ameisen fortwährend zwischen den Blütenwirteln und dem eigenthümlichen Orte der Nectarien sich aufhalten, so habe ich versucht, dem Einfluss der Ameisen auf die Befruchtung experimentell nachzugehen.

Blühende Zweige wurden Wochen lang hintereinander mittelst eines täglich erneuerten Theerringes, oder durch Umwinden mit in Oel getränkter Watte gegen Ameisenbesuch abgeschlossen.

Die Anzahl Blütenknospen in jeder Blattachsel wurde genau verzeichnet, und nach dem Abblühen die Anzahl der Früchte mit der einer ungefähr gleichen Anzahl Blüten, zu denen die Ameisen freien Zugang behalten hatten, verglichen. Die Resultate waren ganz anders, als ich mir vorgestellt hatte, und derart, dass ich den Ameisen jeglichen directen Einfluss auf die Bestäubung absprechen musste. Die Anzahl der Früchte an denjenigen Zweigen, die gegen Ameisenbesuch künstlich abgeschlossen waren, stellte sich, nach Procenten berechnet, bald grösser, bald kleiner als bei den andern Zweigen. Diese lange fortgesetzten Versuche hatten jedoch das Resultat, dass sie mich den wahren Befruchter kennen lehrten. Es ist das eine kleine Fliege, die in Indien allgemein bekannt ist als die gewöhnliche Besucherin des Tafelobstes, wenn dies überreif geworden, dieselbe zugleich, welche die Befruchtung der *Aristolochia* besorgt. Diese Fliege, die sich durch Schnelligkeit in

ihren Bewegungen auszeichnet, scheint die Anwesenheit der Ameisen nicht zu fürchten, und es ist erklärlich, dass die Nectarien auf den Connectiv-Spornen für diese angelegt sind.

Wie die Ameisen nun auf die Blüthen gelockt werden, wäre mir gewiss lange ein Geheimniss geblieben, wenn nicht ein glücklicher Zufall mich auf die richtige Spur gebracht hätte.

Ich lernte nämlich unerwartet ein anderes, bis dahin gänzlich übersehenes Lockmittel kennen.

An einem frühen Morgen nach regenloser Nacht fand ich auf dem Kelche verschiedener Blüthen eines Zweiges, der gegen Ameisenbesuch abgeschlossen war, einen krystallhellen Tropfen Flüssigkeit. Die Vermuthung, dass dies Honig sei, und dass derselbe täglich als Lockmittel für die Ameisen ausgeschieden werde, bestätigte sich bald, als ich dazu übergang, die Pflanze zu Hause zu cultiviren, da sich nur auf diese Weise die zwei nothwendigen Bedingungen für die Wahrnehmung der Ausscheidung: totale Abwesenheit von Ameisen zwischen den Blüthen und Schutz gegen den täglichen Regen, erfüllen liessen. Nachdem nun einmal meine Aufmerksamkeit auf jene Thatsache gelenkt worden war, fiel es nicht schwer, mich von dieser Honigausscheidung näher zu überzeugen.

Es ist schon ausreichend, einen blühenden Zweig während einiger Stunden in Wasser zu stellen, oder in eine Glasröhre einzuschliessen, um den Honig hier und da auf den Blüthenkelchen zum Vorschein kommen zu sehen.

Honigausscheidende Organe — Nectarien — wie bei den oben beschriebenen Pflanzen, wurden auf der Kelchröhre gänzlich vermisst.

Die nähere Untersuchung lehrte, dass das ganze Gewebe der Kelchröhre aussergewöhnlich reich an Zucker ist und dass der Nectar durch die Stomata nach aussen tritt, wie bei den Schuppen der Compositenköpfchen. Durch diese eigenthümliche Function der Kelchröhre werden die Ameisen in die Blüthenwirtel gelockt und so fortdauernd in der Nähe der Blüthen festgehalten.

Die Abschliessung blühender Zweige in der freien Natur vom



Besuch der Ameisen mittelst Theer oder Watte war ein Mittel, das nur zum Theil genügte. Es zeigte sich bald, dass wenn dieses Mittel auch gegenüber der gewöhnlichen schwarzen Ameise genügte, es doch nicht ausreichte, den Besuch einer anderen Ameisenart zu verhindern. Letztere, von viel grösserer Dimension und ausserordentlich schnell in ihren Bewegungen, liess sich nicht durch die vorhandenen Hindernisse abschrecken und wusste dieselben mit einem schnellen Sprunge zu überwinden; auch dadurch, dass sie sich von einem überhängenden Zweige herabfallen liess, verstand sie sich Zugang zu den abgeschlossenen Zweigen zu verschaffen.

Mehr als einmal fand ich zwischen den Blüthen eine derartige Ameise, die sich durch ihre starken Mundwerkzeuge als ein „Soldat“ aus einer Kolonie zu erkennen gab, und ich war öfter Zeuge davon, wie eine solche Ameise mit ihren starken Kinnladen eine Blüthe abbiss, und mit Beute beladen sich aus dem Staube machte. Bei den Blüthen der andern Zweige hatte ich diese grosse Art niemals angetroffen, und es kam mir daher gleich sehr wahrscheinlich vor, dass diese der eigentliche Feind der Blüthen war, und dass es Sache der angelockten schwarzen Ameisen ist, die Blüthen gegen die Raubsucht dieser stärkeren Verwandten zu schützen. Spätere Untersuchungen überzeugten mich, dass diese Ansicht vollkommen richtig war.

Bald lernte ich dieselbe Ameise als den grössten Feind der Pflanze kennen. Sie ist die Ursache, dass alle Blätter der Pflanze ein Aeusseres zeigen, wie es in der Zeichnung wiedergegeben ist, eine Erscheinung die ich anfangs als ein von Raupen herührendes Werk betrachtete. Fast ohne Ausnahme werden alle aus der Knospe kaum zum Vorschein kommenden Blätter durch dieselbe Ameise an den Rändern abgefressen, bei welcher Thätigkeit sie noch durch andere Individuen, die kleineren Arbeiterinnen aus derselben Ameisengesellschaft, unterstützt wird.

Ihre Nester wurden auch auf diesem Baum gefunden, und sind dieselben sehr einfach. Man findet sie durch einige Blätter eingeschlossen, deren Ränder durch einen papierartigen Stoff miteinander verbunden sind. Dass diese Ameisen, welche die



Blattränder abfressen, auf die nectarführenden Kelche sehr versessen sind, liegt auf der Hand, und liess sich auch bald durch weitere Experimente bestätigen.

Es zeigte sich, dass der Schaden, den sie anrichten, nicht allein darin besteht, dass sie einige Blüthen aus dem Wirtel abbeissen und mitschleppen, wie ich dies dreimal habe feststellen können, sondern auch ganz besonders darin, dass sie überall da, wo sie durch die schwarzen Ameisen nicht daran verhindert werden, die Blüthenkelche anbeissen, die in Folge davon einige Tage später abfallen.

Die Beobachtung zeigte mir ferner noch, dass diese grossen und viel stärkeren Ameisen sich wohl davor hüten, in die Nähe derjenigen Blüthen zu kommen, die auf ausgezeichnete Weise durch die schwarzen Verwandten vertheidigt werden.

Wenn eine solche Ameise durch Unglück auf den Stengel zwischen zwei aufeinander folgenden Blüthenwirteln gerathen ist, sucht sie sich so schnell wie nur möglich zu retten, indem sie sich mit ausserordentlicher Geschwindigkeit über die Blattfläche hin nach einem andern Zweige begiebt und dieses manchmal auf gut Glück, oft sogar durch einen sehr gewagten Sprung, gleichviel, ob sie dadurch auf ein anderes Blatt kommt oder Gefahr läuft, auf den Boden zu fallen.

Von den lebhaften Gefechten, welche diese beiden Ameisenarten einander liefern, überzeugt man sich sehr leicht, wenn man beide Arten zuerst gesondert in Glasröhren sammelt, und dann die Röhren mit einander in Verbindung bringt. Mit der grössten Verwegenheit fallen die kleinen Ameisen über die viel stärkeren Soldaten her und beissen sich sofort an deren Extremitäten und Fühlern fest. Die grosse Ameise bleibt natürlich im Anfang Meister, da die anfallenden Ameisen durch einen einzigen Biss getödtet werden, aber in sehr kurzer Zeit wird der Sieger in seinen Bewegungen gehindert, da sich die Anfallenden so festbeissen, dass sie sich nur mit grosser Mühe von den Extremitäten entfernen lassen.

Die Angreifer lassen sich augenscheinlich durch den Anblick der Leichen von den an ihrer Seite Gefallenen durchaus nicht

abschrecken, und während der einzelne Angefallene alle Anstrengung und Kräfte aufwenden muss, um sich von den Leichen loszumachen, wird er gleichzeitig aufs Neue angegriffen, was zur Folge hat, dass die Angreifer schliesslich doch Sieger auf dem Platze bleiben, wenn der Sieg auch mit dem Leben vieler Bundesgenossen erkaufte ist.

Die andern Individuen aus dieser Ameisengesellschaft, die Arbeiterinnen, die viel weniger kräftig als die Soldaten sind, erscheinen dem Feinde ganz und gar nicht gewachsen, und sind in wenigen Augenblicken ausser Gefecht gesetzt. In der That kann die Pflanze daher schwerlich bessere Vertheidiger zum Schutze ihrer Blüthen anlocken als diese gewöhnlichen schwarzen Ameisen, die durch ihre grosse Zahl und ihre Todesverachtung selbst solchen Feinden Schrecken einzujagen verstehen, die sicherlich viel besser für den Kampf ausgerüstet sind.

Der grösste Feind von *Memecylon ramiflorum* ist eine Ameise, welche die jungen Blätter anfrisst, und, wenn sie Gelegenheit dazu hat, auch die Blüthen nicht schont.

Die Gelegenheit aber, die Blüthen anzufressen und abzubeissen, wird ihr durch eine andere Ameisenart von aussergewöhnlichem Muth und grosser Anzahl benommen.

Diese Vertheidiger werden von der Pflanze mit Nectar, welchen die Kelchröhre absondert, angelockt und gefüttert. Die Nectarien auf den Connectiv-Sporen dienen nicht zum Anlocken von Ameisen, und müssen höchstwahrscheinlich auf folgende Weise erklärt werden.

Die constante Anwesenheit von Ameisen in unmittelbarer Nähe der Blüthen gab den ursprünglichen Besuchern — kleinen Bienen — Veranlassung, ihre Nahrung lieber anderswo zu suchen, aus Gründen, die sich aus dem im vorigen Kapitel Mitgetheilten klar ergeben. Die Blüthen, die nicht im Stande sind, sich selbst zu bestäuben, müssten unbefruchtet bleiben, wenn nicht auf sonstige Weise eine ganz andere Klasse von Besuchern angelockt würde. Diese Besucher — kleine Fliegen — werden durch Nectarien angelockt, die sich auf den Connectiv-Sporen entwickelt haben. Es besteht daher einigermassen eine

Analogie zwischen der Myrmecophilie bei *Cecropia adenopus* und der bei *Memecylon ramiflorum*, insofern, als auch hier die Pflanze eine Bundesgenossenschaft mit gewissen Ameisen eingegangen ist, um sich gegen die, von anderen Ameisen angerichteten Verwüstungen zu schützen. Bei *Cecropia* wird die ganze Pflanze geschützt, bei *Memecylon* erstreckt sich der Schutz nur auf die Blüthen, obschon es klar ist, dass auch die vegetativen Theile eine Beschützung nöthig haben, wenngleich die Verwüstungen hier nicht derart sind wie die von den Blatt-schneidern in Brasilien verursachten.

In dem bereits mehrmals erwähnten Prodomo d'una monografia delle piante formicarie von Delpino werden die Nectarien einer grossen Anzahl Pflanzen beschrieben, die sehr verschiedenen, einander entfernt stehenden Gattungen und Familien angehören. Es würde mir nicht schwer fallen, diese Zahl noch um ein Beträchtliches zu vermehren. Ich sehe hier aber davon ab, da nach Delpino's ausführlicher Arbeit die meisten Pflanzen, welche in dieser Hinsicht meine Aufmerksamkeit erregten, keinen neuen Einblick gewährten, oder zu besonderen Bemerkungen keine Veranlassung gaben und sie in Bezug auf Ort, Form, Farbe und Anzahl der Nectarien mit anderen übereinstimmen, die der berühmte Biolog in seiner oben erwähnten Monographie beschrieben hat.

Ich glaube nur bei drei Pflanzen eine Ausnahme machen zu müssen, da mir diese aus dem einen oder anderen Grunde interessant erscheinen.

### Nepenthes.

An erster Stelle möchte ich die Aufmerksamkeit auf die extranuptialen Nectarien an der äusseren Seite der Becher von *Nepenthes* lenken, die, soweit mir bekannt ist, von früheren Forschern übersehen worden sind. Dass der Deckel der Becher an der Innenseite eine grosse Zahl Nectarien trägt, und bei

einigen Arten fast ganz damit bedeckt ist, ist allgemein bekannt, ebenso die Thatsache, dass auch am Rande der Becher Honig ausgeschieden wird. Diese Nectarien locken eine beträchtliche Anzahl Ameisen an, die zum grössten Theil in die Becher selbst gelangen; ich fand nicht selten 200—300 Ameisen in demselben Becher, der trotzdem noch nicht die Tendenz zeigte, das Secerniren von Honig alsbald einzustellen. Man überzeugt sich leicht davon, dass diese Nectarien erst zu secerniren beginnen, wenn der Becher sich öffnet. Lange vorher jedoch findet man bereits an der Aussenseite der Becher unregelmässig zerstreut liegende Nectarien in Thätigkeit, die sich vom Stiel bis zum Deckel verbreiten und eifrig von Ameisen ausgebeutet werden. Von den drei Arten, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist *N. phyllamphora* diejenige, welche die meisten Nectarien besitzt; bei *N. Teysmannii* und *N. gracilis* ist deren Zahl viel geringer. Sehr junge Becher findet man bei *N. phyllamphora* bereits von 5—6 Ameisen besucht. Diese Nectarien bleiben lange in Function und secerniren noch, nachdem der Becher seine anderen Lockmittel schon längst preisgegeben hat.

Wiederholt hatte ich Gelegenheit wahrzunehmen, dass die Ameisen, wenn sie von der Blattscheibe zum Becher zogen, diese Nectarien vom Stiel an der Reihe nach besuchten, um endlich an den Rand oder die Innenseite des Deckels zu gelangen, und es unterliegt keinem Zweifel, dass diese äusseren Nectarien als besonders zu dem Zweck angelegt betrachtet werden müssen, den Ameisen den Weg zu den reichen Lockmitteln auf dem geöffneten Deckel zu zeigen, und die Thatsache, dass sie bereits auf sehr jungen Bechern secerniren, kann nicht anders aufgefasst werden als dem Zwecke dienend, die Ameisen schon von Anfang an in die Nähe der Becher zu locken.

Nach Delpino würden die Becher von *Sarracenia* Honig ausscheiden, um Ameisen zum Schutze der Becher anzulocken, während diese selbst zum Anlocken von Mücken, Schmetterlingen und anderen kleinen Insecten dienten.



*Trichosanthes tricuspidata* Lour. (Taf. XI, Fig. 1 u. 2).

*Trichosanthes tricuspidata* besitzt eigenthümliche, halbkugelförmige, mehr oder weniger fleischige Stipulae (Taf. XI, Fig. 1a u. 2), die, im Gegensatz zu dem bei anderen Arten Bemerkten, nicht abfallen, sondern lange Zeit am Stengel festbleiben. Diese Stipulae tragen an der innern, hohlen Seite 3—4 ziemlich grosse Nectarien, die fortwährend von Ameisen besucht werden und geraume Zeit secerniren. Eigenthümlich ist es, dass unter dieser Abdachung die Ameisen zugleich noch Schutz gegen Licht und Regen finden. In der Regel genügt eine solche primitive Wohnung 2—3 Ameisen zum Aufenthalt, sodass *Trichosanthes* als ein einfaches Beispiel einer myrmecophilen Pflanze betrachtet werden kann, welche den angelockten Vertheidigern ausser Nahrung auch noch schützende Wohnung bietet. In dieser Hinsicht steht die Pflanze daher auf einer Linie mit *Fagraea imperialis* und *Gmelina bracteata*. Die Feinde von *Trichosanthes* sind mir nicht bekannt, sodass ich nicht angeben kann, gegen welche derselben die Pflanze durch die Ameisen geschützt wird.

*Smilax* spec. div.

Andere Beispiele von myrmecophilen Pflanzen mit derartigen primitiven Wohnungen für die angelockten Ameisen bieten verschieden Arten der Gattung *Smilax*, von denen *Smilax ovalifolia* Roxb. auf Taf. XI, Fig. 3, abgebildet ist.

Die honigausscheidenden Blattspitzen wurden zuerst von Alphonse de Candolle bemerkt, der Delpino in einem Schreiben vom 8<sup>ten</sup> Juli 1877 in folgenden Worten darauf aufmerksam machte:

„Voici un fait qui mérite votre attention. Les feuilles des „*Smilax* (et de toutes les vraies *Smilacées*) ont a l'extrémité „du limbe une sorte de poche ouverte en dessus, creusée en „gouttière, qui aboutit à la pointe. Je soupçonne qu'il se „produit là, du moins à une certaine période, quelque humeur „qui attire des fourmis ou d'autres insectes. C'est une chose à



„observer. Ici je n'ai qu'un *Smilax excelsa* vivant. Il est hors de son pays d'origine et ne fleurit jamais. Vos pieds de *Smilax aspera* sont dans des conditions plus normales.”

Delpino, der Gelegenheit hatte, diese Blattspitzen bei *Smilax mauritanica* und *Sm. Bona nox* näher zu untersuchen, sagt hierüber:

„Le foglie delle succitate *Smilaci* hanno all' apice un corpo mellifero assai conspicuo, claviforme, puntato, quasi ovoido, il quale è escavato da una quantità di minute foveole puntiformi, melliflue, inegualmente profuse su di esso.

„Questo nettario è nel suo maximum di sviluppo e di attività funzionale, quando la rispettiva foglia è assai piccola, ed è ancora molto lontana dall' aver acquisito le sue normali dimensioni. Una volta che la foglia è sviluppata, cessa la funzione e la punta di questo corpo abbruna.

„Non ha eguale sviluppo in tutte le foglie. Oltremodo grosso e sviluppato nelle foglie dei vigorosi turioni che escono fuori di terra in primavera, mano mano impicciolisce ed abortisce nelle foglie di assi secondarii, terziarii ecc. In quelle degli assi florenti è ridotto a minimi termini.

„Eccezzionalmente grossi e vistosi sono i nettarii di *Smilax laevis*, specie indigena della China, giusta un referto di Alf. de Candolle.”

Der botanische Garten zu Buitenzorg ist sehr reich an verschiedenen Arten von *Smilax*, und die Zuckerausscheidung an der Unterseite der mehr oder weniger fleischig gewordenen Blattsspitzen ist bei vielen derselben sehr leicht zu beobachten. Besondere Nectarien werden da nicht angetroffen; der Nectar kommt durch Stomata nach aussen, und wird gierig von den Ameisen weggenommen. Wie Delpino bereits bemerkte, functioniren die Spitzen, bis das Blatt vollkommen ausgewachsen ist; später vertrocknen sie und fallen ab.

Die Bemerkung von Delpino, dass sie an den Achsen zweiter und dritter Ordnung kleiner seien oder ganz verkümmern, ist für die von mir untersuchten Pflanzen nicht völlig richtig, insofern nämlich hierbei keine feste Regel zu erkennen ist.

Oefter findet man in den Herbarien auch bei anderen Gewächsen Blätter, deren Spitzen abgefressen zu sein scheinen. Die Vermuthung, dass sich bei näherer Untersuchung auch hier dann und wann zeigen dürfte, dass die verloren gegangene Spitze ein honigausscheidendes Organ gewesen ist, bestätigt sich bei *Combretum latifolium* und anderen Arten dieser Gattung, bei denen die Blattspitzen eine ebenso grosse Anziehungskraft auf die Ameisen ausüben, wie bei den genannten *Smilax*-Arten.

Es ist nicht daran zu zweifeln, dass diese Nectarausscheidung an der Unterseite der umgebogenen Blattspitzen den Zweck hat, Ameisen zum Schutze der Blätter, so lange diese noch jung sind, anzulocken. Das Vertrocknen und Abfallen der Spitze, nachdem das Blatt eine lederartige Consistenz bekommen hat, ist ein deutlicher Beweis dafür, dass die Ameisen zu Hülfe gerufen werden, um die jugendlichen Organe zu beschützen.

Welche Feinde aber die jungen Blätter der *Smilax*- und *Combretum*-Arten angreifen, ist mir unbekannt geblieben. Wiederholt habe ich die jungen Blätter von Zweigen, die über den Boden hinliefen, ihrer Spitze beraubt, ohne dass es mir geglückt ist, zuverlässige Resultate zu erzielen.

Mehrmals fand ich die Blätter einige Wochen später beschädigt wieder, doch diese Beschädigung fand sich nicht immer nur bei den Blättern, deren Spitze abgeschnitten worden war, sondern auch bei anderen, die noch stets von Ameisen besucht wurden.

Die *Smilax*-Arten verdienen unsere Aufmerksamkeit noch aus einem anderen Grunde, da bei den Blättern derselben die folgende Eigenthümlichkeit zu bemerken ist.

Der Blattstiel von *Smilax* ist unten mehr oder weniger geflügelt. Diese Flügel haben bei einigen Arten, z. B. bei *Sm. ovalifolia* Roxb., *Sm. Indica* Vitm., *Sm. Zeylanica* L., aussergewöhnliche Dimensionen erlangt, und erscheinen dadurch als ziemlich grosse, die Stengel umschliessende Scheiden, deren Wände nach innen umgeschlagen sind <sup>1)</sup>. (Taf. XI, Fig. 3).

1) In der Monographie von de Candolle werden diese beschrieben als »Petioli usque ad  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  marginibus amplis dimidiato-ovatis inflexis 5—8 mill. latis dorso striatis lateraliter nervoso-reticulatis vaginati, saepe cirrhiferi, ultra medium rumpentes».

Auf diese Weise bilden sie geeignete Wohnungen für die Ameisen, die davon auch in vollem Maasse Gebrauch machen. Genannte Blattstielflügel dienten bei der Gattung *Smilax* ursprünglich allein dazu, die jungen Organe in der Knospe gegen das Austrocknen und andere nachtheilige Einflüsse zu schützen. Wenn sie nun bei diesen myrmecophilen Arten nach und nach den ansehnlichen Umfang, und die zweckentsprechende Form erhielten, dann glaube ich, dass man diese Vergrösserung und Formveränderung wohl mit gutem Grunde direct in Beziehung bringen kann zu dem Umstande, dass diese Pflanzen von Ameisen besucht werden, und dass dieser Ameisenbesuch von Vortheil für die Pflanzen ist. Die Ameisen fanden unter den Blattstielflügeln Schutz gegen äussere Einflüsse, und es war für die Pflanze von grossem Nutzen, ihren Vertheidigern die Möglichkeit zu bieten, ihre Larven und Eier auf der Pflanze selbst zu versorgen. Der allmälige Uebergang von einfachen Blattstielflügeln zu zweckmässigen Kammern, als welche sie sich gegenwärtig zeigen, kann daher nach meiner Meinung als eine specielle Adaptation betrachtet werden. Diese Meinung wird noch durch die folgenden Thatssachen gestützt.

Bei *Sm. Zollingeri* Kunth., *Sm. perfoliata* Lour., *Sm. macrocarpa* Bl. und *Sm. leucophylla* Bl. üben die Blattspitzen keine Anziehungskraft auf die Ameisen aus; bei diesen nicht-myrmecophilen Arten sind denn auch (mit Ausnahme der letztgenannten) die Blattstielflügel sehr wenig oder gar nicht entwickelt.

Bei den myrmecophilen Arten zeigen zweitens die Blattscheiden noch andere Eigenthümlichkeiten, die bei den übrigen nicht angetroffen werden, die nämlich, dass sie sehr lange am Stengel haften bleiben und eine sehr feste Nervatur zeigen, wodurch sie auch in ganz vertrocknetem Zustande noch als Wohnung zu benutzen sind. Oefters dienen sie als solche noch zu einer Zeit, wenn die Blattscheibe bereits abgefallen ist. Bei den anderen Arten dagegen vertrocknen die Flügel sehr frühzeitig und fallen dann ab. Bei der soeben genannten *Sm. leucophylla* Bl. haben die Blattscheiden einen sehr ansehnlichen Umfang bekommen, obschon die Ränder wenig oder gar nicht

nach innen gebogen sind. Auf den ersten Blick sollte man auch diese Art für myrmecophil halten; man überzeugt sich aber bald, dass die mittelmässig entwickelten Blattspitzen nicht secerniren, und die Pflanze denn auch nicht von Ameisen bewohnt wird. Wenn sich die myrmecophile Function bei *Smilax* gegen die Verwüstung durch Raubameisen oder andere hinaufkriechende Thiere entwickelt hat, und nicht gegen anfliegende Insecten, wie Käfer, dann lässt es sich begreifen, warum *Sm. leucophylla* keine Ameisen beherbergt, da die Stengel, die Früchte und die Unterseite der Blätter, wie die bekannte Varietät von *Ricinus communis*, mit Wachs bedeckt sind, welche Wachsbekleidung den Ameisen das Laufen bekanntlich sehr erschwert. Im Hinblick auf diese mittelmässige Entwicklung der Blattspitzen und Scheiden ist die Annahme also nicht sehr gewagt, dass die Wachsbekleidung erst einer späteren Zeit ihre Entstehung verdankt.

Zu bemerken ist noch, dass die Blattscheiden von *Smilax ovalifolia* bei ein und demselben Individuum von sehr verschiedener Grösse sind. Auf einigen Zweigen sind sie sehr gross, während sie auf anderen ziemlich unbedeutend sind. Ich habe nicht bemerken können, ob hierbei eine feste Regel in der Art besteht, dass sie auf secundären oder tertiären Zweigen etwa geringere Dimensionen hätten als auf den primären. Auffallend ist es jedoch, dass sie auf Zweigen, die Inflorescenzen tragen, in der Regel sehr wenig entwickelt sind, und hieraus sollte man schliessen, dass die Blüthen nur geringen Schutz bedürfen.

Die Botaniker, die sich bis jetzt mit dieser Sache beschäftigt haben, sind in Betreff der Frage, was wohl als Kriterium für eine myrmecophile Pflanze zu betrachten sei, bei weitem nicht in Uebereinstimmung. Delpino ist der Meinung, dass sich die myrmecophile Function bei den Pflanzen auf dreierlei Weise entwickelt habe: Durch die Bildung extranuptialer Nectarien (*nettarii estranuziali*), durch Hervorbringung von Nahrungskörperchen (*fruttini da formiche*) und durch Herstellung von Wohnungen, die für den Aufenthalt der Ameisen geeignet sind



(caserme, corpi di guardia, nidi formicarum germinantes).

Die Wohnungen, die man auf einigen Pflanzen antrifft, und die deshalb von Delpino als ein den extranuptialen Nectarien oder food-bodies auf anderen Pflanzen gleichwerthiges Lockmittel betrachtet werden, sind auch von Beccari so angesehen werden, der in seinen *Piante ospitatrici* eine grosse Anzahl Pflanzen beschreibt, die von Ameisen bewohnt werden, ohne dass zugleich nachgewiesen werden konnte, dass dieselben als offenbare Adaptationen an die Ameisen zu betrachten seien, oder dass die Ameisen durch andere Mittel dorthin gelockt würden. Gegen eine derartige Auffassung sind bereits von Treub und Goebel gewichtige Bedenken erhoben worden.

Ferner meint Huth, dass Delpino zu weit gehe, wenn er alle Pflanzen, bei denen extranuptiale Nectarien angetroffen werden, zu der Klasse der myrmecophilen Pflanzen rechnet. Noch immer in gewissem Sinne ein Anhänger der älteren, früher auch von Delpino vertheidigten Auffassung Kerner's über den Nutzen dieser Organe, als sollten dieselben in gewissen Fällen dazu dienen, die Ameisen von den Blüthen entfernt zu halten, kommt Huth selbst dazu, einige Pflanzen myrmecophob zu nennen, aus Gründen, die mir äusserst schwach vorkommen, und die auch bereits durch Andere widerlegt worden sind.

Es darf jetzt von einer myrmecophilen Pflanze erst dann gesprochen werden, wenn dieselbe Adaptationen zeigt, welche nicht anders aufzufassen sind, als absichtlich zu dem Zwecke entstanden, Ameisen anzulocken, während zugleich auch gezeigt werden kann, dass die Pflanze aus diesem Ameisenbesuch Vortheil zieht, oder wenn dies aus Analogien mit anderen Pflanzen mit gutem Grunde angenommen werden kann. Geht man die Liste durch, in welcher die myrmecophilen Pflanzen zusammengestellt sind, dann kommt man bald zu der Ueberzeugung, dass nicht alle, die in diese Kategorie aufgenommen sind, auf den Namen myrmecophiler Pflanzen Anspruch machen können, bevor nicht durch weitere Untersuchungen mancher bis jetzt noch dunkle Punkt aufgehellt sein wird.

In all den Fällen, die bisher ausreichend untersucht sind



hat sich gezeigt, dass die Ameisen durch Honig oder food-bodies angelockt werden, und von diesen ist durch Schimper experimentell nachgewiesen, dass sie bei der Pflanze keine andere Function verrichten, und als zu dem Zwecke entstanden betrachtet werden müssen, Ameisen anzulocken. Auch besitzen wir schon eine Reihe von Thatsachen, die uns den directen Beweis liefern, dass der Ameisenbesuch den Pflanzen, die Nahrung ausscheiden, einen bestimmten Schutz gegen ihre Feinde gewährt. Schimper zeigte, dass eine von Ameisen freie *Cecropia adenopus* in so schrecklicher Weise durch die Blattschneider verwüstet wurde, dass von den Blättern nur die Hauptrippen übrig blieben, während alle Bäume derselben Art, die von nahrungsuchenden Ameisen bewohnt waren, vom Besuch der Blattschneider verschont blieben.

Was den Schutz anbetrifft, den *Acacia sphaerocephala* und andere von Schimper erwähnte Pflanzen von Seiten der angelockten Ameisen geniessen, so wird Niemand nach Darlegung der auf die Uebereinstimmung mit *Cecropia* bezüglichen Punkte daran zweifeln können, dass Individuen, die keine Ameisen beherbergen, auch demselben Loos entgegengehen müssen, wie die *Cecropia*'s, bei denen Ameisenbesuch ausgeblieben ist. Wettstein hat gezeigt, dass die durch Honigausscheidung aus den Stomata der Anthodialschuppen einiger Compositen angelockten Ameisen die Blütenköpfchen gegen schädliche Insecten schützen.

Die Untersuchung über die Perforation der Krone durch Bienen hat ans Licht gebracht, dass die Blüten gegen Bienen geschützt werden, wenn dieselben durch extranuptiale Nectarien oder food-bodies ein Heer von Ameisen in die unmittelbare Nähe des bedrohten Fleckes gelockt haben, wogegen die Blüten anderer Arten, die in Form, Grösse und Farbe vollkommen mit jenen übereinstimmen, aber keine Nectarien besitzen, von Bienen angebohrt werden (*Eragrea littoralis* u. *E. oxyphylla*; *Ipomoea Nil* u. *Ip. spec.* Singapore; *Thunbergia grandiflora* u. *Th. affinis*).

Weiter hat sich ergeben, dass die Beschützung um so vollständiger wird je grösser die Zahl der auf den Kelch gelockten

Ameisen ist (*Gmelina bracteata* gegenüber *Gm. asiatica*; *Nyctocalos Thomsonii* und *Faradaya* *Papuana* gegenüber *Ipomoea spec.* *Singapore* und *Tecoma stans*; *Fagraea littoralis* gegenüber *F. crassifolia*).

Bei *Memecylon ramiflorum* ist gezeigt worden, dass an Zweigen, die gegen nectarsuchende Ameisen abgeschlossen waren, die Blüthen durch eine andere Ameisenart angenagt und abgebissen wurden, und dass auch hier die Blüthen durch die mit Absicht angelockten Ameisen geschützt wurden. Alle diese Thatsachen zusammen stellen wohl den Nutzen und die Bedeutung der extranuptialen Nectarien und food-bodies ausser allem Zweifel, und es ist nun noch allein die Frage zu beantworten, welchen Werth man dem Vorkommen oder Nichtvorkommen von speciellen Einrichtungen zur Behausung des Besatzungsheeres als Kriterium für eine myrmecophile Pflanze beizulegen hat.

Die Antwort hierauf kann nach meiner Meinung nicht zweifelhaft sein.

Obengenannte *Cecropia*, *Acacia*, *Cordia* und *Clerodendron* besitzen ausser den gewöhnlichen Lockmitteln auch Einrichtungen, die den Ameisen als Wohnungen dienen, und die Pflanzen, die zuerst als myrmecophil beschrieben wurden (*Myrmecodia*, *Hydnophytum* u. a.) haben gerade hierdurch die Aufmerksamkeit der Forscher erregt. Dies war die Ursache, dass man diesen Einrichtungen wohl eine etwas zu grosse Bedeutung beigelegt hat, und mehr oder weniger geneigt war, das Vorkommen von Behausungseinrichtungen als ein sine qua non für eine myrmecophile Pflanze zu betrachten, was meiner Meinung nach unrichtig ist. Die Myrmecophilie bei *Memecylon* zeigt unverkennbar Momente der Uebereinstimmung mit der bei *Cecropia* vorhandenen, und es ist klar, dass der Character dieser beiden Pflanzen, als myrmecophiler, allein durch die Anwesenheit von Nectar und food-bodies, als Lockmitteln, bestimmt ist, und nicht durch eine Gelegenheit zur Ansiedlung.

Ausserdem hat die Forschung jetzt verschiedene Pflanzen kennen lernen, die so primitive Einrichtungen zu Wohnungen für Ameisen besitzen, dass sie in dieser Hinsicht als Uebergangsformen von myrmecophilen Pflanzen ohne zu solchen mit Wohnungen betrachtet werden können (*Fagraea imperialis*, *Gmelina bracteata*, *Trichosanthes tricuspidata*, *Smilax ovalifolia*), woraus schon direct geschlossen werden kann, dass sich keine scharfen Grenzen zwischen beiden ziehen lassen, und der Besitz von Wohnungen niemals als Kriterium für eine myrmecophile Pflanze zu betrachten ist. Hiermit ist natürlich nicht gesagt, dass die Wohnungen für die myrmecophile Pflanze von geringer Bedeutung wären; im Gegentheil ist es für diese ein grosser Vortheil, wenn sie den Ameisen die Gelegenheit zur Versorgung ihrer Eier und Larven sowie auch Schutz für sich selbst gegen nachtheilige äussere Einflüsse darbieten kann, und dieser Vortheil ergiebt sich sehr deutlich aus der Beschützung, welche die Blüthen von *Gmelina bracteata* im Gegensatze zu denen von *Gmelina asiatica* geniessen.

Das Einrichten oder Nichteinrichten von Wohnungen hängt freilich auch zum grossen Theil von der Lebensweise der Ameisenart ab, sowie ferner von der grösseren oder geringeren Gelegenheit, welche die Pflanze zur Herstellung von Wohnungen darbietet. Die hier allgemein vorkommende schwarze Ameise, die ich als Vertheidiger der angeführten Pflanzen habe kennen lernen, macht auf *Fagraea littoralis* ihre Nester zwischen zwei aneinandergehefteten Blättern, während sie bei *Smilax* sich der speciell dazu hergerichteten Scheiden bedient, und bei *Gmelina bracteata* sich den Raum unter den Bracteen zu Nutze macht.

Dieselbe Ameise ist aber auch mit der Unterseite eines Blattes von *Piper nigrum* zufrieden, wo sie gar keine Nahrung findet, oder mit den alten Pseudo-Bulbi einer Orchidee, mit den Gängen von *Myrmecodia* und *Hydnophytum*, mit auf dem Boden liegenden Bambusstengeln oder Blattscheiden von Palmen und mit jedem möglichen Raume, der zu dem Zwecke dienlich ist. Wenn man Pflauzen, die irgendwelche besondere Höhlung besitzen, worin man Ameisen antrifft, oder welche

von Ameisen bewohnt werden könnte, allein aus diesem Grunde in die Reihe myrmecophiler Pflanzen aufnehmen wollte, ohne zugleich auch im Stande zu sein, Nectarien oder Nahrungskörperchen nachzuweisen, dann würde man einen gewaltigen Irrthum begehen.

Solche Irrthümer sind denn auch in der That begangen worden. Schon Treub hat gezeigt <sup>1)</sup>, dass die eigenthümlichen Gänge und Kanäle bei *Myrmecodia* und *Hydnophytum* nicht als Adaptation an die Ameisen betrachtet werden dürfen, sondern viel eher eine Einrichtung gegen das Austrocknen bilden. Hier sind die Ameisen, welche die Gänge bewohnen, nach Treub einfach nur Inwohner, die von der gebotenen Gelegenheit Gebrauch machen, in den Gängen, geschützt vor Sonnenhitze und Regen, ihre Nester anzulegen.

Mit demselben Rechte wurden von Goebel <sup>2)</sup> *Polypodium patelliferum* und *Polypodium sinuosum* aus der Liste der myrmecophilen Pflanzen, in welche Beccari dieselben aufgenommen hatte, weil er sie stets von Ameisen bewohnt fand, gestrichen. Auch hier entstehen durch das Absterben eines Wassergewebes Höhlungen; besondere Adaptationen an die Ameisen werden aber nicht gefunden.

*Grammatophyllum speciosum*, von Huth als myrmecophile Pflanze bezeichnet, muss aus demselben Grunde aus der Liste dieser Pflanzen gestrichen werden. Es ist hier nichts zu finden, was nur einigermaßen darauf hinwiese, dass die Ameisen die lebende Pflanze der todten vorziehen. Die halb vermoderten Pseudo-Bulbi enthalten wohl auch oft Ameisen, aber ebenso oft findet man, dass die grössten Feinde derselben, die Termiten, ihre Zelte darin aufgeschlagen haben.

Es ist wohl selbstverständlich, dass ich keineswegs behaupten will, dass alle Pflanzen, die man als myrmecophil bezeichnet hat, weil man bei ihnen von Ameisen bewohnte hohle Stengel

1) Treub. *Annales du jardin bot. de Buitenzorg*, Vol. III, pag. 129, und Vol. VII, pag. 191.

2) Goebel, *ibid.*, Vol. VII, pag. 21.



oder eigenthümliche sackförmige Körper antraf, ohne dass man zugleich Nectarien oder food-bodies hat nachweisen können, als verdächtig anzusehen seien, oder aus der Liste gestrichen werden müssten.

Es ist dies durchaus nicht der Fall, erstens, weil oft die Wohnungen solche Eigenthümlichkeiten in Bau und Form zeigen, dass sie uns wohl dazu zwingen, sie als specielle Adaptation an die Bewohner anzusehen, und zweitens, weil die Thatsache des Nichtvorhandenseins von Nectarien auf den Pflanzentheilen noch kein Beweis ist, dass nicht auf dem einen oder anderen Organ doch Honig ausgeschieden wird.

*Memecylon ramiflorum* hat uns gelehrt, dass Honigausscheidung durchaus nicht immer an die Anwesenheit von Nectarien gebunden ist, und im Hinblick hierauf halte ich es für gar nicht unwahrscheinlich, dass man bei näherer Untersuchung der lebenden Pflanze bei denjenigen Melastomaceen etwas Derartiges finden dürfte, die, wie *Myrmedone*, *Tococa*, *Majeta*, *Microphyscia* und *Calophyscia*, an der Blattbasis mit Blasen versehen sind, welche stets Ameisen enthalten und Eigenthümlichkeiten zeigen, die darauf hinweisen, dass sie speciell dazu eingerichtet sind. Die Möglichkeit, ja selbst die Wahrscheinlichkeit, besteht, dass auch bei anderen Melastomaceen, ausser *Memecylon*, Nectar durch den Kelch ausgeschieden wird, weil eine eigenthümliche Function selten bei einer einzigen Gattung einer bestimmten Familie auftritt.

Die von Schumann <sup>1)</sup> beschriebene *Duroia hirsuta* ist mir als myrmecophile Pflanze viel eher verdächtig, nicht etwa, weil es Schumann nicht geglückt ist, mit Sicherheit honigausscheidende Organe nachzuweisen, sondern deshalb, weil die „Schläuche“ so viele charakteristischen Punkte der Uebereinstimmung mit den unlängst von Tschirch <sup>2)</sup> beschriebenen und abgebildeten, durch Aphiden auf *Styrax Benzoin* hervorgebrachten Zoocecidien zeigen, und es kann nicht verwundern, dass auch hier dann und wann Ameisen angetroffen werden.

1) Schumann. Pringsheim's Jahrbücher, I. c.

2) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1890. Bd. VIII, Heft 2, pag. 48.



Auch die von Beccari genannten *Korthalsia*'s verdienen nach meiner Meinung gar sehr eine nähere Untersuchung. Es ist nicht recht ersichtlich, warum die Ameisen hier die *Ochrea* an der Basis des Blattstieles einer lebenden Pflanze der an einem todten, auf dem Boden liegenden Stamme vorziehen. Der That-  
sache, dass in der *Ochrea* Öffnungen gefunden werden, die den Ameisen Zugang zu dem dunkeln Raume verschaffen, darf ein zu grosser Werth nicht beigelegt werden, denn schon Goebel hat gezeigt, dass bei *Platyserium*, wo man in den Zwischen-  
räumen zwischen den Mantelblättern stets eine grosse Menge Ameisen antrifft, von den Ameisen Löcher durch die lebenden Theile gebissen werden, um sich zu den unteren Lagen Zugang zu verschaffen, und dies macht *Platyserium* keineswegs zu einer myrmecophilen Pflanze.

Man könnte nun wohl hiergegen einwenden, dass Pflanzen wie *Myrmecodia*, *Hydnophytum*, *Polypodium* u. s. w., die beständig von Ameisen bewohnt werden, wenn auch nichts darauf hinweist, dass sie einige Adaptationen an die Ameisen zeigen, gleichwohl doch einen gewissen Vortheil hierdurch geniessen, insofern sie von Thieren, die diese Pflanzen beschädigen könnten, dadurch gemieden werden.

Dieser Einwurf ist vollkommen gerechtfertigt, und wenn auch jene Pflanzen aus dem besagten Grunde noch nicht myrmecophil sind, so verdienen sie doch das Interesse des Biologen.

Cacaopflanzer auf Java wissen sehr gut, dass ihre Früchte vor der Fressgier der fliegenden Hunde (*Pteropus edulis*) geschützt bleiben, wenn dieselben mit Ameisen bedeckt sind, welche letzteren wiederum durch Blattläuse dorthin gelockt werden, während Früchte ohne Blattläuse und daher auch ohne Ameisen gefressen werden.

Die *Theobroma* geniesst daher bestimmt einen grossen Vortheil durch den Ameisenbesuch.

Da der Cacao eine sehr grosse Anziehungskraft auf die Blattläuse auszuüben scheint, so werden von den Ameisen dann und wann alle Früchte auf die Anwesenheit jener Thiere untersucht. Tritt nun im Laufe der Zeiten auf der Fruchtschale des Cacao

die eine oder andere Erscheinung auf, die für die Ameisen von Belang ist, z. B. Zuckerausscheidung, dann ist es klar, dass etwas Derartiges sich mit viel mehr Wahrscheinlichkeit auf diesen Pflanzen weiter ausbilden und constant werden wird, als auf solchen, die wenig oder gar nicht von Ameisen besucht werden.

Insofern sind daher Pflanzen wie *Theobroma Cacao*, und auch *Myrmecodia*, *Hydnophytum* u. s. w., ganz besonders im Vorthail, und haben mehr Aussicht myrmecophil zu werden, als solche Pflanzen, die denselben Gefahren ausgesetzt sind und nicht von Ameisen besucht werden.

Aus all diesem ergiebt sich, dass man den Nutzen, den eine Pflanze aus dem Ameisenbesuche zieht, nicht als Kriterium für die Bestimmung einer myrmecophilen Pflanze aufstellen darf, und dass man den Begriff einer myrmecophilen Pflanze auch nicht durch den Besitz von Wohnungen zur Niederlassung der Ameisen bedingt sein lassen darf.

Der Character derartiger Pflanzen wird ausschliesslich durch das Vorkommen extranuptialer Nectarien oder Nahrungskörperchen bestimmt, gleichviel, ob sich zugleich auch Wohnungen dabei vorfinden oder nicht. In allen Fällen, die bis jetzt zu unserer Kenntniss gelangt sind, werden die Ameisen durch jene Mittel auf die Pflanze gelockt, und aus den Untersuchungen von Schimper ergiebt sich, dass dieselben nur als specielle Adaptation an die Ameisen aufgefasst werden können.

Es ist bis jetzt nur eine einzige Ausnahme von der Regel bekannt, dass die auf diese Weise angelockten Ameisen zum Schutz der Pflanze, oder einzelner ihrer Theile, gegen ihre Feinde dienen. Diese Ausnahme gilt allein für die Nectarien der Becher der *Nepenthaceen*. Sieht man von dieser ab, so wird man wenig Gefahr laufen, einen Missgriff zu begehen, wenn man alle Pflanzen, bei denen extranuptiale Nectarien oder food-bodies angetroffen werden, zu den myrmecophilen rechnet.

Man könnte hier den Einwurf machen, dass viele dieser Nectarien anscheinend keine Ameisen anlocken, und daher für die

Pflanze von keinem Nutzen seien, und dass ferner mehrfach bemerkt worden ist, dass die Pflanze trotz eifrigen Ameisenbesuches doch nicht von Feinden verschont bleibt.

In der That trifft man wiederholt Pflanzen mit extranuptialen Nectarien an, die niemals besucht werden, und die daher auch nicht zu secerniren scheinen, und oft findet man dergleichen Organe, die allerdings wohl eine Flüssigkeit absondern, die aber doch nicht von Ameisen weggenommen wird. Auch Schimper weist hierauf hin, und zählt verschiedene Pflanzen auf, deren Nectarien gar keine oder nur eine sehr geringe Anziehungskraft auf die Ameisen ausüben. Dies veranlasst ihn sogar, z. B. die Drüsen von *Stigmatophyllum* trotz ihrer unverkennbaren Homologie mit Nectarien, diesen doch nicht zuzuzählen. Ich meine, dass diese Thatsache, die auch bei verschiedenen Pflanzen auf Java leicht zu constatiren ist, auf andere Weise erklärt werden kann, und dass in dergleichen Fällen die geschichtliche Entwicklung in Rechnung gezogen werden muss. Wenn bei einer bestimmten Species Nectarien angetroffen werden, dann ist dies keineswegs ein Beweis, dass die Species als solche sich diese erworben hat. Es ist sehr gut denkbar, und sogar sehr wahrscheinlich, dass wir es hier statt mit einer Adaptation nur mit einer ererbten Eigenschaft einer ursprünglichen Stammform zu thun haben, welche letztere sich diese Eigenschaft erworben hatte, weil sie ihr von Nutzen war. Durch Vererbung ist dieselbe auf die Nachkömmlinge übergegangen, und es ist erklärlich, dass einige dieser Nachkömmlinge die Nectarien nicht mehr nöthig hatten, weil sie andere Eigenschaften besaßen, durch welche sie die nöthige Beschützung fanden.

Neigung zur verminderten Secretion, Veränderung des Saftes an Zuckergehalt, oder Neigung zur Verkleinerung der Oberfläche wurde dann bei den Nachkommen nicht corrigirt, weil die Secretion nutzlos war.

Wenn dergleichen Pflanzen daher in Wirklichkeit nicht myrmecophil sind, so weisen sie doch darauf hin, dass ihre Stammformen es allerdings wohl waren, und dann ist es zugleich sehr wahr-

scheinlich, dass unter den Arten der Gattung, zu welcher diese Pflanzen mit rudimentären Nectarien gehören, einige gefunden werden dürften, welche die Eigenschaft der Stammform beibehalten haben.

Was endlich den zweiten Einwurf anbetrifft, dass nämlich Pflanzen vorkommen, die seitens der angelockten Ameisen nicht geschützt werden, und dass diese letzteren das Anfressen der Pflanzen nicht verhindern können, so muss dies zweifellos dadurch erklärt werden, dass die Beschützung sich nur gegen bestimmte Feinde richten wird.

Es sind mir wenig Pflanzen bekannt, die von einer so grossen Anzahl Ameisen besucht werden, wie die verschiedenen Arten von *Luffa*. Die vegetativen Theile sowohl wie die Blüthen wimmeln buchstäblich von Ameisen, und dies verhindert trotzdem nicht, dass die Blätter und Blüthentheile bis auf den Nerv durch zwei kleine Käferarten kahl gefressen werden.

Eine andere Pflanze, die, wie bekannt ist, eine grosse Ameisenschaar auf die Blätter und Inflorescenzen lockt, ist *Ricinus communis*. Wenn man aber die Raupen, welche die Blätter von *Persea gratissima* aufzehren, über den *Ricinus* ausstreut, so hindert die Anwesenheit der Ameisen diese Raupen durchaus nicht, die Pflanze kahl zu fressen. Auch die weiter oben beschriebene *Smilax ovalifolia* lehrt uns, dass der Schutz der Ameisen sich nicht auf alle Feinde erstreckt.

Gewiss wird nun aber wohl Niemand, nach Allem, was darüber bekannt geworden ist, an dem Nutzen der Ameisen mehr zweifeln, und muss bei dergleichen Dingen nicht aus dem Auge gelassen werden, dass wir den Effect schwerlich beurtheilen können, wenn wir erstens die Pflanze nicht inmitten ihrer natürlichen Feinde zu studiren im Stande sind, und zweitens nicht wissen, gegen welche Feinde die Vertheidigung ursprünglich gerichtet war.

Wollen wir daher auch gewiss nicht ohne Weiteres jede Pflanze, die extranuptiale Nectarien oder food-bodies besitzt, als eine myrmecophile Pflanze betrachten, so sind wir doch berechtigt, diese Organe als Adaptationen zum Anlocken von



Ameisen anzusehen, sei es nun, dass sie von derjenigen Art, bei welcher sie angetroffen werden, oder von deren Stammform erworben wurden. Soweit jetzt bekannt ist, werden ausser bei *Nepenthes* diese Ameisen angelockt, um die Pflanze gegen ihre gegenwärtigen Feinde, oder gegen die Feinde, die sie zur Zeit, als die Adaptation erworben wurde, besass, zu beschützen.

Buitenzorg, September 1890.

## ERKLÄRUNG DER TAFELN.

### Tafel VII.

- Fig. 1. Kelch von *Ipomoea* nach dem Abfallen der Krone. Grössenverhältn.  $2\frac{1}{2}$ .  
 Fig. 2. Blüthe von *Faradaya* *Papua*.  
 Fig. 3. Kelch von *Nyctocalos* *Thomsonii*.  
 Fig. 4. » » *Fagraea littoralis*.  
 Fig. 5. Inflorescenz von *Gmelina bracteata*.  
 Fig. 6. Kelch und Blütenröhre von *Gmelina bracteata*.

### Tafel VIII.

- Fig. 1. Zweig von *Fagraea imperialis*  $\frac{1}{2}$ .  
 Fig. 2. Blattfuss mit Flügeln von derselben  $\frac{1}{2}$ .  
 Fig. 3–6. *Ipomoea* (*Pharbitis*) *limbata-elegantissima*.

### Tafel IX.

- Fig. 1. Blüthe von *Thunbergia grandiflora*.  
 a. Bracteolae.  
 Fig. 2. Blütenstiel mit Kronröhre von derselben nach Entfernung der Bracteolen.  
 b. Umgewandelter Kelch; d. Einschnürung der Kronröhre.  
 Fig. 3. Idem nach Entfernung der Kronröhre.

c. Nectarscheibe.

- Fig. 4. Ein Theil der Oberfläche des umgewandelten Kelches. Grössenverh. 32.  
 Fig. 5. Idem bei *Thunbergia laurifolia*. Grössenverhältn. 32.  
 Fig. 6. Durchschnitt durch einen Theil des umgewandelten Kelches.  
 Fig. 7. Oberes Staubblatt von *Thunbergia grandiflora* mit flügelartig und faltig verbreitertem Filamente.

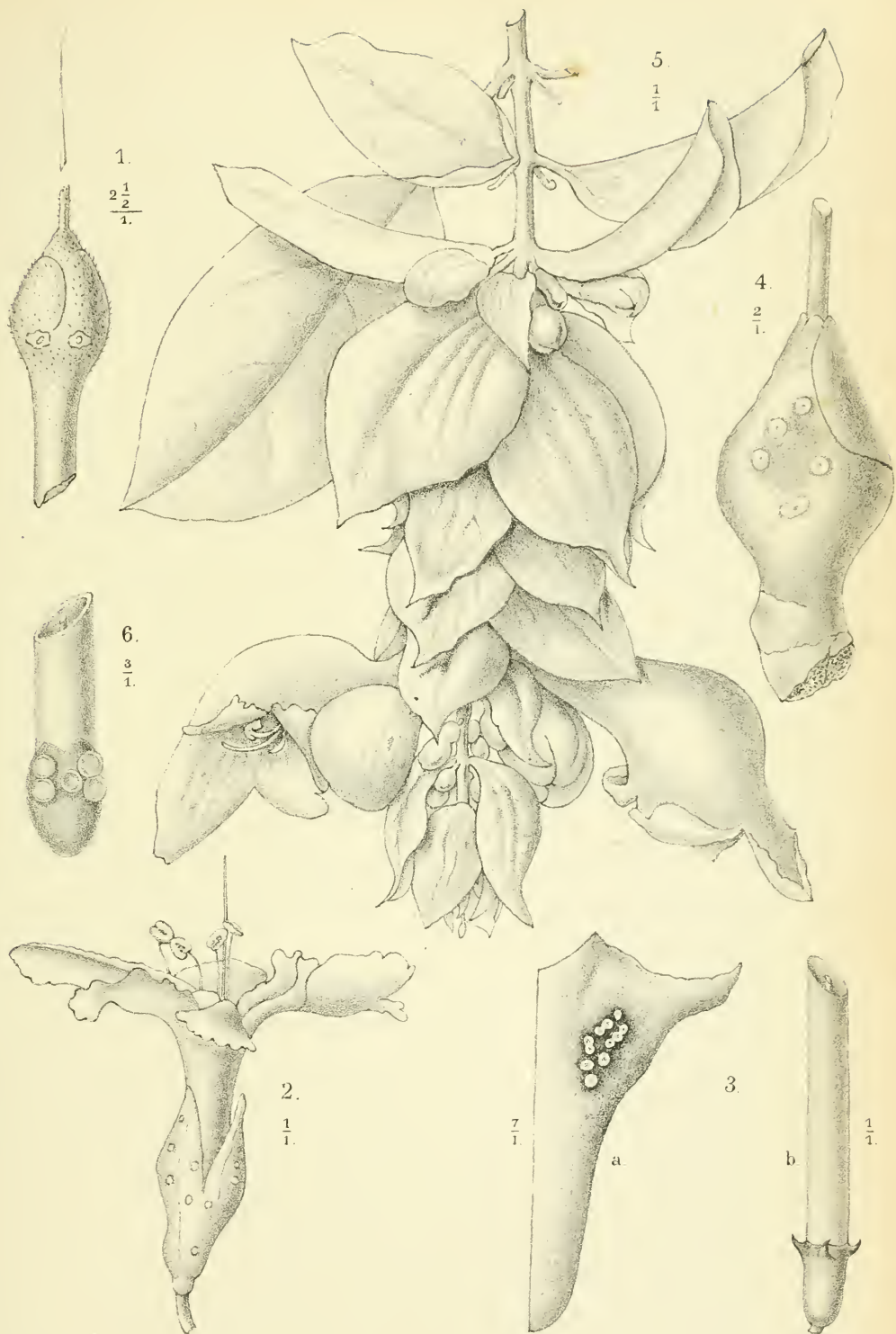
### Tafel X.

- Fig. 1. *Memecylon ramiflorum*; blühender Zweig.  
 Fig. 2. Idem; junge Blätter, von Ameisen angefressen.  
 Fig. 3. Blüthe.  
 Fig. 4. Stellung der Staubfäden und Pistille.  
 Fig. 5 und 6. Staubfäden in verschiedener Stellung.  
 a. Nectarien.

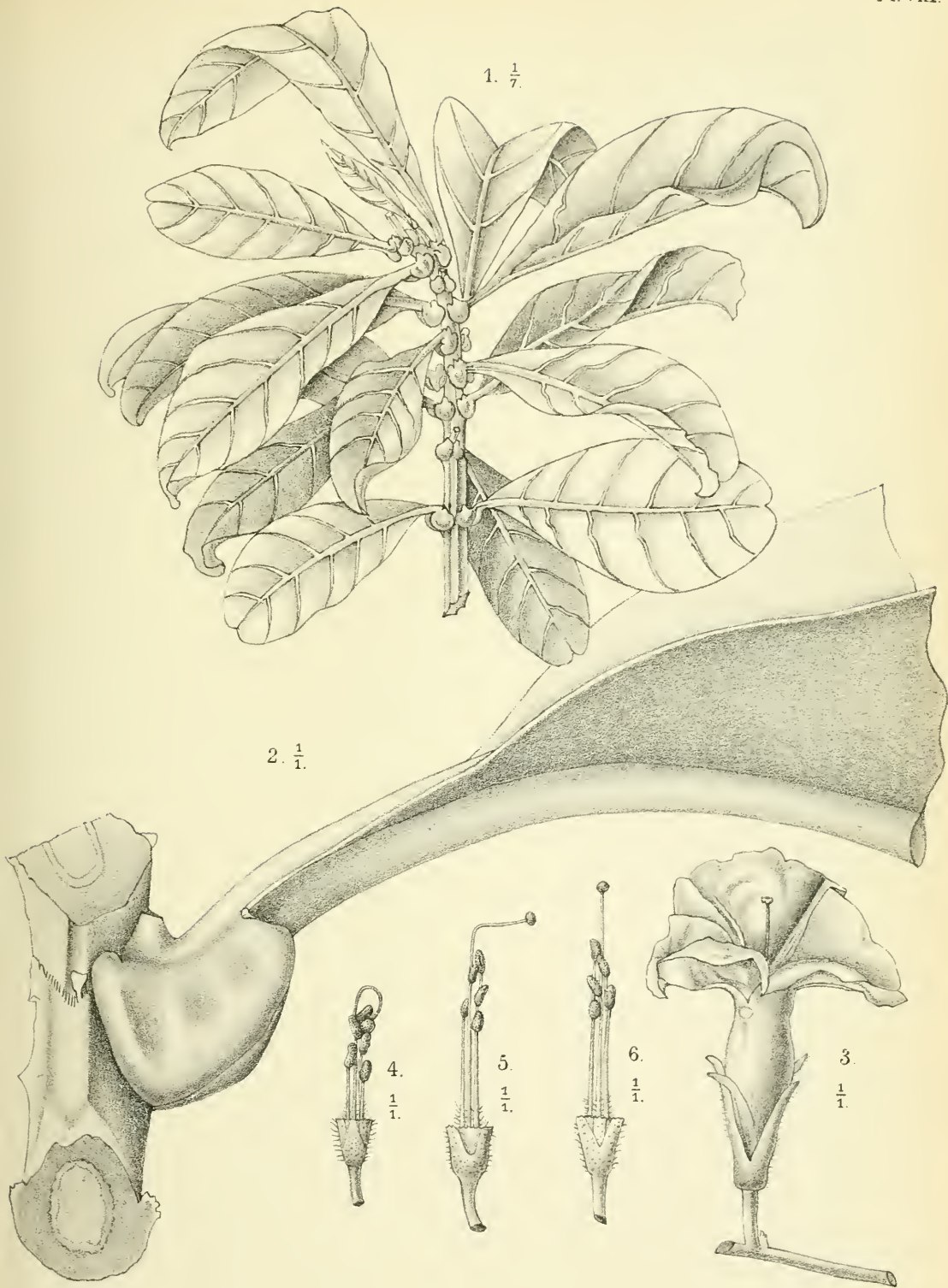
### Tafel XI.

- Fig. 1. *Trichosanthes tricuspidata* Lour.  
 a. Stipulae.  
 Fig. 2. Stipula von der Innenseite gesehen.  
 Fig. 3. *Smilax ovalifolia* Roxb.

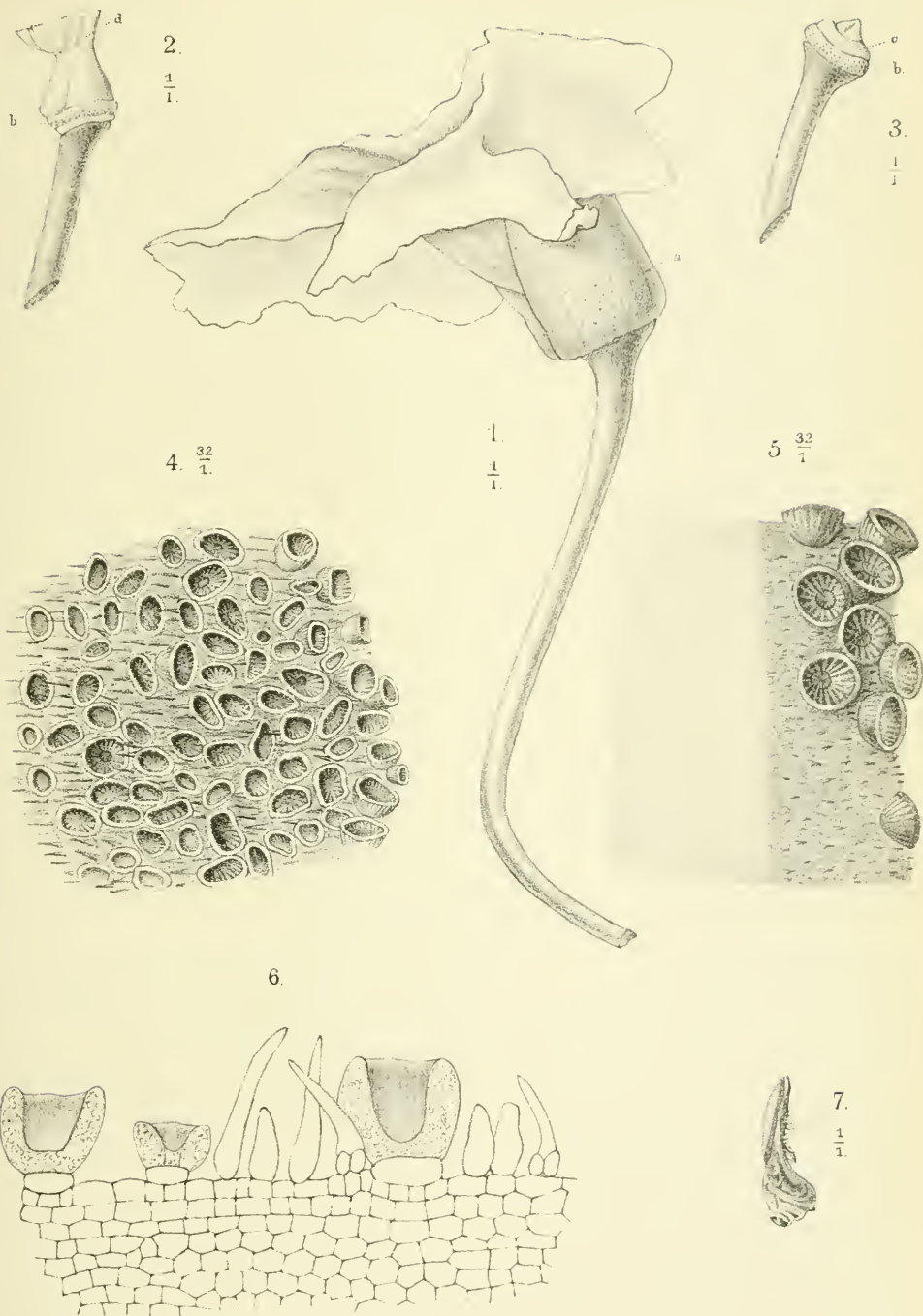






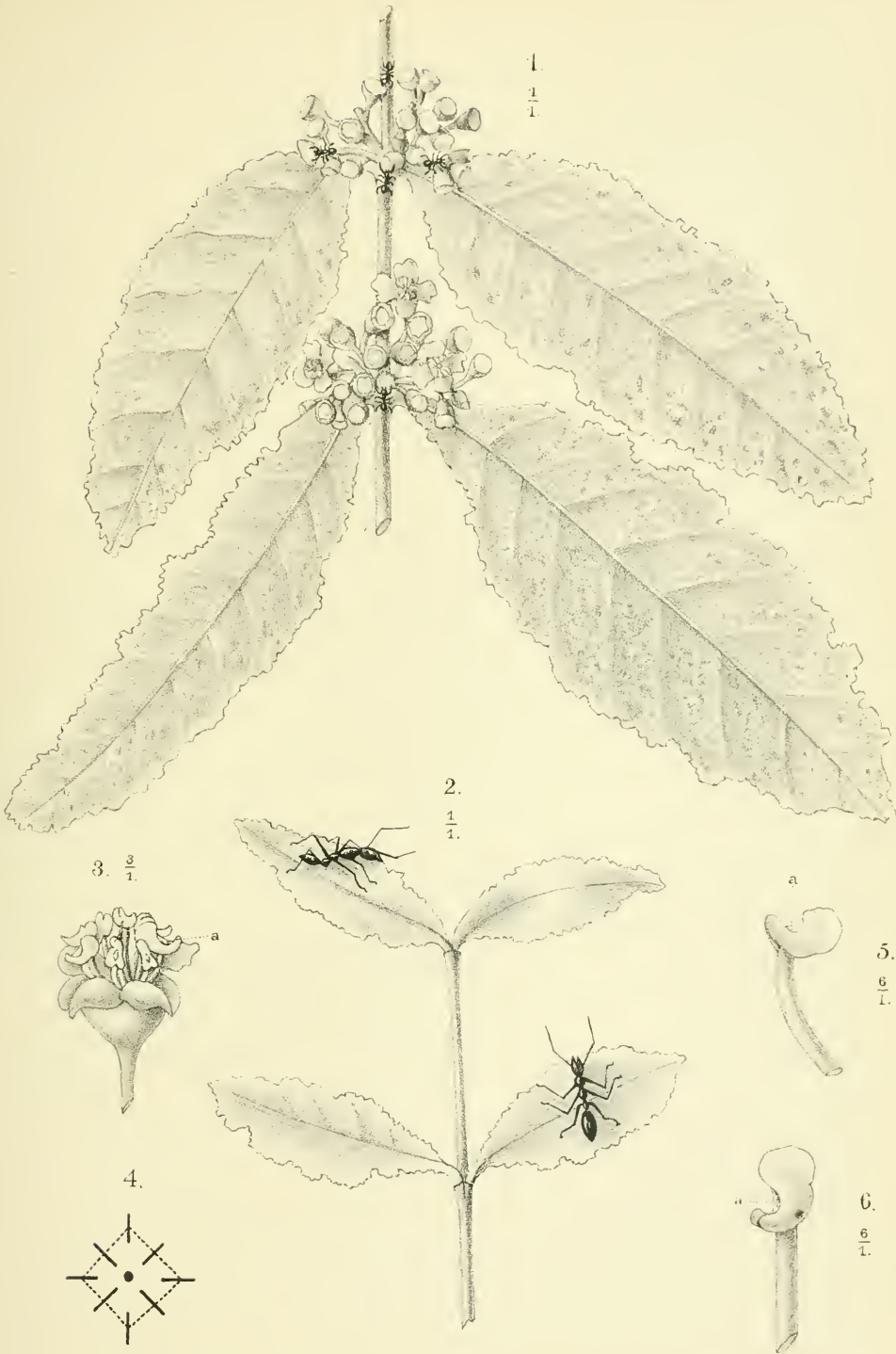




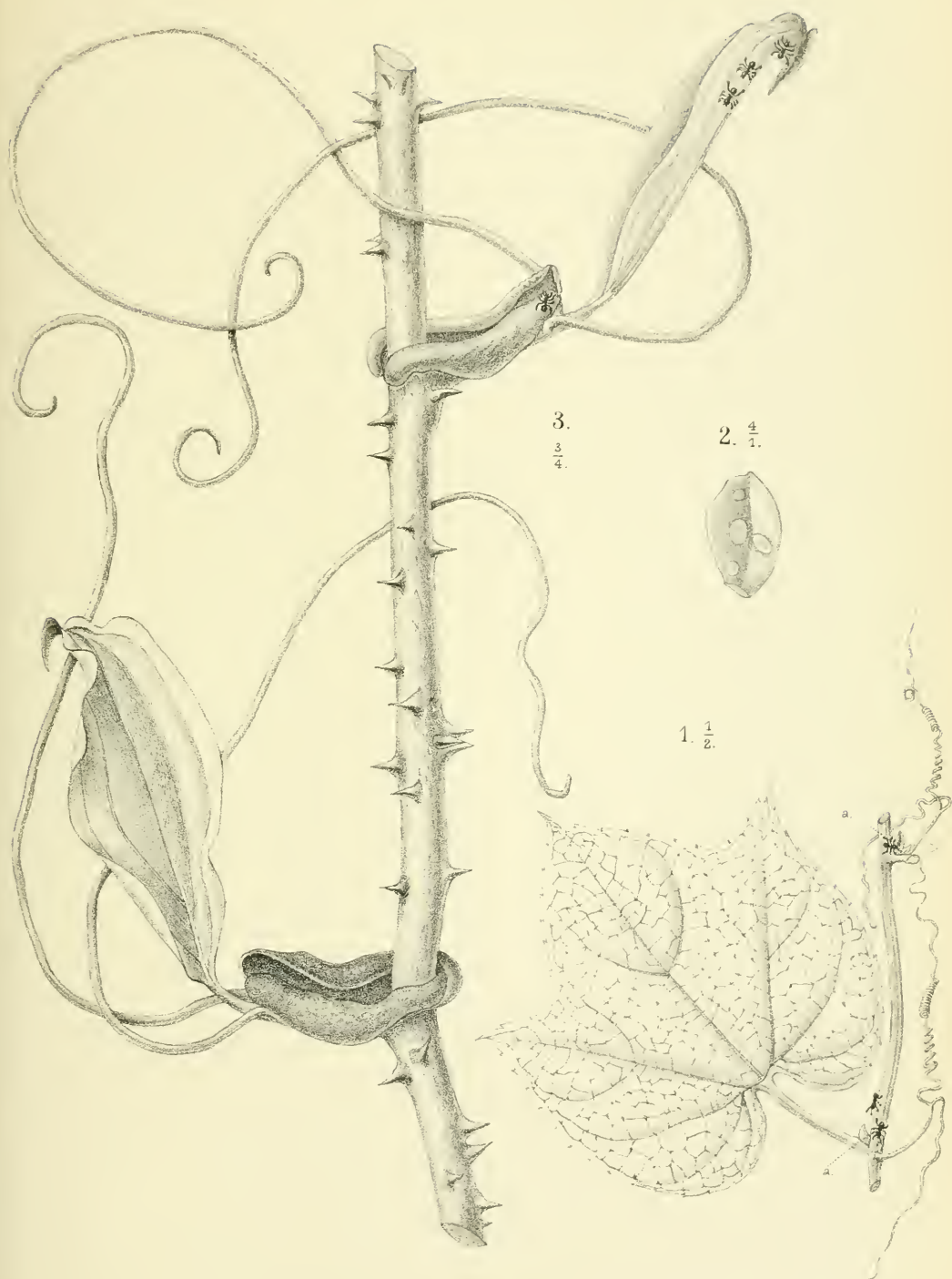
















# SUR LES CASUARINÉES ET LEUR PLACE DANS LE SYSTÈME NATUREL.

PAR

M. TREUB.

---

„Les *Casuarinées* se distinguent, au premier aspect, de toutes les familles dicotylédones”.

(Le Maout et Decaisne, *Traité de botanique*).

„Die ze (*Casuarina litorea* en *montana*) voor een *Sabina indica* wil honden, mag het mijnent wegen wel doen, want ik beken dat hij een gemengde fatsoen en aard heeft van *Sabina*, *Dennen* en *Cypressen-boom*”.

(Rumphius, *Amboinsch Kruidboek*, Deel III).

D'après les connaissances actuelles, les Angiospermes qui habitent maintenant la surface terrestre ne contiendraient aucun groupe de plantes constituant une transition soit vers les Gymnospermes, soit vers les Cryptogames vasculaires.

Il est vrai que récemment encore M. Caruel a cru pouvoir considérer comme groupe transitoire de cette nature, les *Loranthacées* avec les *Viscacées* <sup>1)</sup>. En réunissant ces deux familles dans une classe spéciale, celle des „Anthospermes” placée entre les Angiospermes et les Gymnospermes M. Caruel n'a fait que revenir à une idée émise à plusieurs reprises avant lui. Seulement, cette idée, qui autrefois était fondée sur une connaissance incomplète du développement des organes femelles des

---

1) T. Caruel: *Pensées sur la taxinomie botanique*. — Engler, *Bot. Jahrb.* Bd. IV, 1883, p. 378—380.

*Loranthacées*, ne repose plus aujourd'hui que sur une interprétation certainement erronée de faits bien connus <sup>1)</sup>.

D'ailleurs, toute tentative d'attacher une valeur taxinomique spéciale aux caractères de Phanérogames à végétation parasitaire, ne saurait aboutir qu'à une déception. Et cela parce qu'elle ne tient pas compte des dégradations organiques qui se trouvent être la suite des conditions particulières dans lesquelles s'effectue le développement des parasites. Ne pas tenir compte de ces dégradations, conduit forcément vers l'erreur de considérer comme *rudimentaire* ce qui en réalité n'est que *réduit*. En prenant ces termes dans le sens précis que M. Sachs a eu l'heureuse idée de leur donner <sup>2)</sup>, il est clair que dans toute question de „phylogénie”, il s'agit, autant que faire se peut, de bien distinguer entre ce qui est réduit et ce qui est rudimentaire. Et, s'il n'y a peut-être pas de „méthode phylogénétique” spéciale <sup>3)</sup>, il y a certes un point de vue phylogénétique, s'il est permis de s'exprimer ainsi. Ne pas occuper ce point de vue, dans toute question quelque peu capitale concernant la classification des êtres vivants, c'est nier d'une façon aussi regrettable que complète, tout ce que doivent les sciences naturelles à l'ère de Darwin.

Si M. Caruel en réunissant les *Loranthacées* et les *Viscacées* dans une nouvelle classe, n'a pas eu une idée bien heureuse, celle de fonder en général un groupe d'un rang aussi élevé sur les particularités du gynécée l'était beaucoup plus.

En effet, ce sont le développement et la structure intimes des organes femelles qui, d'une part, ont fourni les caractères les plus essentiels qui distinguent les Gymnospermes des Angiospermes, et qui, d'autre part, ont fait ressortir les liens qui unissent les Gymnospermes aux Cryptogames vasculaires.

Lorsque, dans ses remarquables „Vergleichende Untersuchun-

1) Voy. Ces ANNALES, Vol. II, p. 57—56. — Engler dans: Natürl. Pflanzenfamilien. — Drude: die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen; Schenk, Handbuch, Bd. III, 1887, p. 303, 304.

2) Sachs: Vorlesungen ueb. Pflanzenphysiologie, 1882, p. 9.

3) Comp. Caruel: loc. cit. p. 558.

gen'' de 1851, Hofmeister démontra que l'ovule des Gymnospermes renferme une macrospore avec un prothalle et des archégones, il ne mit pas seulement en lumière ce qu'il y a de plus caractéristique dans les Gymnospermes, mais il fournit en même temps un des meilleurs arguments à l'appui d'une thèse qui ne fut énoncée que beaucoup plus tard, savoir que le développement de l'individu, l'„ontogénie'', réèle parfois des stades passagers et raccourcis qui peuvent nous donner quelques précieux renseignements sur la marche qu'a suivie la „phylogénie''. Découvrir de ces stades, sans se faire induire en erreur par des apparences trompeuses, c'est mettre la main sur des documents généalogiques.

Les recherches de M. Strasburger, M. Warming, M. Guignard et de plusieurs autres botanistes, nous ont valu une connaissance aussi approfondie qu'étendue de ce qui se passe dans l'ovule et le sac embryonnaire des Angiospermes avant la fécondation. Elles nous ont appris que le développement intime des organes femelles se fait chez les Angiospermes avec une remarquable uniformité, à peine nuancée par quelques déviations dans des points de détail.

Ce développement si uniforme s'est trouvé être en même temps tellement différent de ce que montrent les Gymnospermes, qu'à un moment M. Strasburger a cru devoir abandonner l'idée de relier celles-ci directement aux Angiospermes <sup>1)</sup>. Quant aux relations de ces dernières avec les Cryptogames vasculaires, le savant botaniste s'est exprimé à la même occasion en des termes que je demande la permission de citer textuellement:

„Aber auch mit der Anknüpfung der Vorgänge im Embryosack der Metaspermen (= Angiospermen) an diejenigen in den Makrosporen der höheren Kryptogamen bisher beobachteten, dürfte es nicht besser gehen, es müssten denn, durch erneute Untersuchungen, auch da unerwartete Thatsachen gefördert werden''.

Plus tard on a reconnu que les rapports entre les sacs em-

1) Strasburger: Ueb. Befrucht. und Zelltheil., Jena 1818, p. 73.

bryonnaires et leurs cellules-mères sont les mêmes dans les Gymnospermes et dans les Angiospermes étudiées. Ceci a de nouveau amené un rapprochement entre les deux sous-embranchements des Phanérogames.

Les choses en sont restées là. Il paraît qu'on n'a pas fait de nouvelles tentatives de trouver parmi les Angiospermes, des plantes présentant, dans le développement de leurs organes femelles, des particularités assez importantes pour autoriser la création de groupes à part, mieux fondés que ne le furent les „Anthospermes” de M. Caruel. L'espoir que l'étude de l'évolution du gynécée chez des plantes angiospermes, puisse encore nous fournir des documents généalogiques d'une certaine valeur semble perdu.

Aussi bien, il faut avouer que la grande uniformité qui se manifeste dans l'évolution de l'„archéspore” et du sac embryonnaire chez les Angiospermes, n'encourageait nullement à renouveler de pareilles tentatives. Toutefois, cette grande uniformité même permettait d'occuper, d'autre part, le point de vue plus optimiste que voici.

Admis qu'on eut la chance, malgré un pronostic très peu favorable, de trouver parmi les Angiospermes des plantes présentant dans le développement intime de leurs ovules de considérables déviations d'un type aussi généralement répandu, ces déviations ne manqueraient probablement pas d'avoir une grande importance taxinomique. Et, pour peu que les études eussent porté sur des formes inférieures d'Angiospermes on aurait la chance de reconnaître dans les déviations des données généalogiques de quelque valeur.

Ce sont ces considérations-ci qui m'ont fait entreprendre l'étude minutieuse du développement de la fleur femelle des *Casuarinées*, étude hérissée de difficultés, en partie de nature technique, mais provenant surtout du fait, qui ne s'est révélé que petit-à-petit, que *tout* dans ce développement se passe d'une manière bien différente de ce qui a été observé chez les autres Angiospermes. Aussi, les recherches dont on va lire l'exposé ont conduit à l'établissement d'une nouvelle classe de

Phanérogames, représentée par le genre *Casuarina*. Quelque hasardée que puisse paraître une pareille conclusion, elle m'a paru la seule possible dans l'état actuel de la botanique. Le lecteur jugera du bien-fondé de cette assertion. En tout cas ce n'est pas aller trop loin que de prévenir tout lecteur qui voudra bien s'occuper des pages suivantes, qu'il y trouvera à tous les égards l'affirmation des paroles de le Maout et Decaisne placées en tête de ce travail: „les Casuarinées se distinguent, . . . . de toutes les familles dicotylédones”.

### § 1. *La fleur femelle et les ovules.*

Les recherches dont les résultats sont consignés dans ce paragraphe, ont porté sur le *Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.; les matériaux m'ont été fournis par notre jardin de Tjibodas sur le Gedé.

Comme dans tout le genre, les inflorescences femelles de notre espèce sont en forme de capitules qui ne tardent pas à prendre le caractère de strobiles. Ces capitules naissent avec la plus grande irrégularité sur des rameaux et des branches d'âge très différent; j'en ai récolté en grand nombre sur le vieux bois d'épaisses branches <sup>1)</sup>. La fleur femelle, dépourvue de périanthe naît à l'aisselle d'une écaille; elle a deux bractées à position latérale <sup>2)</sup>. Pour bien comprendre ce qui se passe plus tard dans la fleur adulte il est indispensable de suivre son développement dès les premiers stades. La figure 1 de la Planche XII représente une section axile d'une très jeune inflorescence femelle. Les écailles aux aisselles desquelles les fleurs prennent naissance sont indiquées par *e* et les commencements des fleurs mêmes par *f*. Chaque écaille empiète avec ses bords sur les

---

1) M. Poisson n'a pas manqué d'observer dans sa monographie, que des inflorescences femelles de *Casuarina*, portés sur de courts rameaux — ce qui est aussi le cas dans notre espèce — naissent parfois sur des rameaux âgés; voy. *Recherches sur les Casuarina*. Paris, Lahure 1876, p. 31.

2) M. Poisson a fait remarquer à juste titre (loc. cit. p. 26) qu'il faut parler, à propos d'inflorescences femelles de *Casuarina*, d'*écailles* et de *bractées* et non pas de *bractées* et de *bractéoles*, comme on l'a souvent fait.



rangées verticales d'écailles à droite et à gauche. Ainsi, une section médiane menée par une rangée d'écailles, passe en même temps par les bords d'écailles des rangées voisines. Les protubérances indiquées par *b*, dans les figures de la Planche XII ne sont autres que ces bords; leurs cellules se distinguent de bonne heure des tissus environnants par l'épaississement précoce de leurs parois.

Les très jeunes fleurs venant de se produire et composées seulement de quelques cellules (*f* fig. 1, 2) prennent bientôt la forme de petits corps cylindriques à sommets aplatis (fig. 1, 3, 4, 6). Sur ces corps cylindriques se montrent alors deux protubérances à position médiane (fig. 5, 7, 8); ce sont les carpelles. Les régions où les bords des jeunes carpelles se touchent, à droite et à gauche de la médiane, commencent de suite à se relever aussi, de sorte qu'il se forme un petit godet, qui ne tarde pas à devenir cavité ovarienne. En effet, les carpelles, qui prennent rapidement un allongement considérable, s'appliquent presque aussitôt l'un contre l'autre (fig. 8—10). La croissance intercalaire dans les régions des bords des carpelles aidant, il se forme ainsi, de très bonne heure, une petite cavité tout-à-fait close: la cavité ovarienne. Sur des sections médianes, comme celles des figures citées en dernier lieu, elle se présente sous forme d'un ovale allongé, parfois quelque peu triangulaire (fig. 1, Pl. XIII) enfermé entre les bases des carpelles.

Vers l'endroit où les faces internes des carpelles se sont touchées pour fermer la cavité, il y a bientôt concrescence. Aussi, dans cet endroit la ligne de démarcation entre les deux carpelles devient difficile à suivre (fig. 2*b*, Pl. XIII) pour disparaître complètement peu après (fig. 5, Pl. XIII). Les extrémités des carpelles restent au contraire entièrement libres. Continuant à s'allonger avec une rapidité surprenante (fig. 1, 2*a*), elles donnent naissance aux paires de longs stigmates filiformes (fig. 4*a*) qui coiffent les capitules. Quant à la cavité ovarienne, à peine formée elle disparaît de nouveau. Dès le début la jeune fleur subit une pression latérale, exercée des deux côtés par les brac-

tées qui s'épaississent et se durcissent de bonne heure. A la suite de cette pression la fleur s'aplatit en sens latéral et la petite cavité ovarienne est entièrement comprimée. Déjà sur une section rigoureusement médiane d'une fleur aussi jeune que celle de la figure 1, Planche XIII, les cellules de la paroi de derrière de la cavité sont presque au même niveau que la surface de la coupe. Dans une fleur un peu plus avancée, comme celle des figures 2*a* et 2*b*, on ne reconnaît plus de lacune du tout à l'intérieur; quelques membranes cellulaires un peu plus noires et plus épaisses indiquent seules — sur des sections médianes — la place où se trouvait le fond (fig. 2*b*) de cette cavité ovarienne à existence si éphémère. Si l'on mène une coupe transversale par une fleur du même âge que celle de la figure 2*b*, vers l'endroit de l'astérisque, la „cavité ovarienne” se présente comme une petite raie noire qui mérite à peine le nom de fente (fig. 3).

Dans sa Monographie, M. Poisson dit que „lorsqu'on observe des inflorescences fraîches de *Casuarina*, alors que les stigmates ne sont pas encore flétris et que les inflorescences n'ont pas pris d'accroissement, on n'y trouve point de traces d'ovules”<sup>1)</sup>. Il en est de même pour notre espèce. Dans les figures 4*a* et 4*b* j'ai représenté, avec une de ses bractées *br.*, une jeune fleur vue de côté, provenant de l'aisselle de l'écaille figurée en 4*c*. Maintenant, la figure 5 représente une section médiane d'une fleur du même âge que celle des figures 4. On n'y voit non seulement point de traces d'ovules, mais il n'y a même plus du tout de cavité ovarienne; il en est encore moins question que chez des fleurs un peu plus jeunes comme celles des figures 2*b* en 3. Arrivé au stade représenté par la figure 5, la fleur est devenue solide, sans renfermer la moindre lacune. Sur des coupes traitées par l'eau de Javelle, une ligne un peu plus noire indique seulement une partie des limites de l'ancienne cavité ovarienne; toutefois, le plus souvent ces limites sont beaucoup moins distinctes que ce n'est le cas dans la figure 5.

Il est dit des *Casuarinées* qu'elles ont un „style terminal très

---

1) Poisson: loc. cit. p. 28.

court" <sup>1)</sup>. Probablement on entend par ce „style très court”, l'extrémité de la fleur, là où les stigmates sont insérés. Mais il est clair que, si l'on veut appliquer à la fleur femelle des *Casuarina* la terminologie en usage pour les Angiospermes en général, — chose, il est vrai, difficile à plusieurs égards — il faut nommer „style” toute la région comprise entre les lettres *a* et *b* dans la figure 5; elle commence à l'endroit où se trouvait auparavant le sommet de la petite cavité ovarienne (vers *a*) et s'étend jusqu'à la base des stigmates (vers *b*).

La région stylaire comprise de la sorte, et le développement ultérieur de la fleur démontre qu'il faut faire ainsi, se différencie en deux parties distinctes, savoir une partie centrale que je nommerai „cylindre stylaire” et une enveloppe dans laquelle se forment les trachéides (fig. 5, 7, 8) connues depuis longtemps pour les fruits de *Casuarina*.

Dans le haut de la figure 5 on distingue les cellules du „cylindre stylaire” à leurs membranes plus épaisses et plus foncées. On reconnaît sans difficulté les limites du cylindre dans les coupes transversales des figures 7 et 8, provenant d'une fleur un peu plus âgée.

Quant à la couche qui enveloppe le cylindre stylaire, ses éléments les plus intéressants sont les trachéides (fig. 5) se montrant dans les bords aplatis (fig. 8, 9) qui constituent plus tard ensemble l'aile du fruit samaroïde.

Avant d'aller présenter certains changements qui initient la formation d'ovules, la fleur continue encore à s'accroître pendant quelque temps. Je prierai le lecteur de vouloir comparer la section médiane représentée dans la figure 1 de la Planche XIV, à la figure 5 de la Planche XIII. On voit que la fleur est devenue à-peu-près deux fois plus longue, et, en examinant de près ces deux figures, on ne manquera pas de s'apercevoir que cet allongement est principalement dû à une croissance intercalaire, se manifestant dans une région transversale à-peu-près vers la lettre *a* dans la figure 5, Pl. XIII, et vers la lettre *c* dans la figure 1, Pl. XIV.

---

1) Le Maout et Decaisne: Traité, p. 532. — Eichler: Blüthendiagramme II, p. 43.

Dans cette figure 1 on reconnaît sans difficulté la partie centrale que nous avons nommé cylindre styloïde (comp. aussi la fig. 2, Pl. XIV). Dans les couches périphériques, qui se sont élargies surtout vers le bas, le nombre des trachéïdes est devenu considérable. Enfin, dans la partie basale, élargie et toujours solide, on remarque, sur des préparations convenablement traitées, une mince ligne courbe un peu plus foncée que les autres parois cellulaires. Pour reconnaître, dans des fleurs arrivées au stade représenté par notre figure, cette mince ligne noire il faut que les préparations soient rendues bien transparentes par l'eau de Javelle, et encore est-il souvent bien difficile de constater ce signe, parfois presque imperceptible, d'un manque de continuité dans la partie basale de la fleur. Afin de se faire une bonne idée de notre fleur, il faut étudier aussi des coupes transversales. Dans les figures 6 à 10b de la Planche XIII, j'ai représenté six sections transversales de fleurs du même âge que celle de la figure 1, Planche XIV, et menées aux niveaux des lettres *a* à *f*. Dans la figure 6 (Pl. XIII), prise un peu au dessous de l'insertion des stigmates, on reconnaît encore la ligne de démarcation entre les sommets des deux carpelles. Toute démarcation de ce genre a disparu dans les sections des figures 7 à 9, dont il a déjà été question, à d'autres égards, plus haut. Les sections des figures 10a et 10b méritent le plus notre intérêt, parce qu'une mince ligne noire (droite dans le cas de la figure 10a, et courbée dans le cas de la figure 10b) dénonce de nouveau un manque de continuité.

Il sera superflu de dire que les lignes noires dont il a été question à propos des figures 1 de la planche XIV et 10a et 10b de la planche XIII, indiquent les endroits où il n'y a pas eu de concrescence, et qu'elles constituent les derniers vestiges de la cavité ovarienne primitive. Longtemps j'ai cru que la jeune fleur femelle devenait non seulement tout-à-fait solide — ce qui est le cas —, mais qu'aussi dans sa région basale il ne restait plus la moindre trace d'un manque de continuité ou de homogénéité. Aussi inclinai-je à me représenter la naissance des ovules comme ayant lieu dans une fente se produisant au



milieu d'un tissu homogène, dans un endroit non déterminé; *mutatis mutandis* à-peu-près comme dans les *Rafflesia*. On verra que ceci n'est pas le cas.

Si l'on compare ce que les auteurs de monographies ou de traités devenus classiques, disent des ovules des *Casuarinées*, de leur position, de leur placentation et de leur nombre, on est frappé de rencontrer la plus grande discordance imaginable.

Miquel dans son dernier travail d'ensemble sur les *Casuarinées* <sup>1)</sup> publié en 1868, dit: „ovarium unicum, ovula unico anatropo ex apice cavitatis pendulo”. Au contraire, le traité de la Maout et Decaisne publié dans la même année, nous apprend <sup>2)</sup> „ovules deux, collatéraux, fixés au-dessus de la base de la loge et semi-anatropes”; et plus loin: „Quant aux fleurs femelles, autant qu'en a pu juger M. Bornet, le funicule dans le *C. quadrivalvis* ne serait pas libre normalement, et le faisceau du placentaire offrirait une disposition curieuse:.... la cavité du péricarpe est partagée en deux par une masse celluleuse du placentaire; l'une des cavités contient les ovules collatéraux, l'autre plus petite ne renferme que de l'air. Cette chambre à air n'est pas accidentelle; car on la voit dans les ovaires très jeunes.....”.

L'opinion de Decaisne et de M. Bornet est critiquée dans le Dictionnaire de Botanique de Baillon <sup>3)</sup> en ces termes: „M. Decaisne donne de l'organisation des fleurs femelles de ces plantes (les *Casuarina*) une description inexacte; en effet ce qu'il appelle dans leur ovaire une „chambre à air” n'existe pas. Du fond de la loge unique naissent deux ou quatre ovules orthotropes, portés sur un placenta basilaire, qui bientôt s'élève en rampant le long de la paroi de l'ovaire et en entraînant les deux seuls ovules qui persistent ordinairement: l'un de ces ovules devient graine et par suite d'une inégalité de développement son point d'attache est devenu latéral”.

---

1) Prodromus XVI, 2, p. 332.

2) Pages 532, 533.

3) Vol. I, p. 653.



Dans les Blüthendiagramme il est dit <sup>1)</sup>. „Die weiblichen Blüthen bestehen nur aus einem nackten Fruchtknoten. Derselbe trägt auf kurzen Griffel 2 mediane, fädliche Narben und lässt häufig auch 2 gleichgestellte Ovarfächer erkennen, von denen aber das eine hintere sehr klein und taub oder ganz unterdrückt, nur das vordere fruchtbar ist. Letzteres enthält 2 hängende anatrophe Ovula; doch nur eines, von vorneherein kräftiger als das andere, gelangt von derselben zur Reife“.

M. Engler nous apprend, au contraire, dans son article „Casuarinaceae“ des „Natürlichen Pflanzenfamilien“ <sup>2)</sup>: „Samenknospen 2, selten 3 oder 4, geradläufig, vom Grunde des Faches oder etwas oberhalb desselben aufsteigend (nicht hängend wie sonst angegeben), die eine grösser als die andere oder anderen und allein zum Samen reifend“.

Enfin M. Poisson s'exprime de la sorte <sup>3)</sup>: „A la base de l'ovaire (du *C. equisetifolia*) on voyait poindre deux mamelons ovulaires. Bientôt leur intervalle médian s'accusait, et les deux ovules, montrant déjà leurs enveloppes, étaient dirigés un peu obliquement du côté antérieur de l'ovaire, tandis que le placenta s'élevait en se dirigeant du côté postérieur. Sans cesser d'être orthotropes, ces ovules s'accroissent dès lors par leur face antérieure et obliquement vers la base. Or, de son côté, le placenta est repoussé vers la paroi opposée, et d'autant, que l'un des ovules qui deviendra graine, prendra plus de développement, puis monte le long de cette paroi en ayant toujours les deux ovules à son sommet. Mais, dans cette marche, le placenta est devenu filiforme, et s'attache à la graine, au milieu ou aux deux tiers de la hauteur de celle-ci, dans les espèces précitées (*C. equisetifolia* et *suberosa*), et seulement à peine au tiers de la hauteur, pour le *C. nodiflora*. Dans le premier cas, la graine semble être anatrophe. Enfin, le sommet de l'ovule fertile arrive, à un certain moment de son développement, jusqu'au haut de la cavité et semble y adhérer légèrement. C'est là, sans

1) Vol. II, p. 43.

2) Die natürlichen Pflanzenfamilien, 14<sup>e</sup> Lief. 1887, p. 16.

3) Recherches sur les Casuarina, p. 23, 29.

doute, ce qui aura fait supposer primitivement que cet ovule était pendu au lieu d'être dressé".

„Au fond de la loge ovarienne du *C. angulata*, on constatait nettement deux ovules orthotropes, portés sur un placenta peu proéminent; puis, dans d'autres exemples, trois et enfin quelquefois quatre ovules. Ces organes se regardaient par leur face droite, tandis que leur côté externe était dilaté vers la base; ils présentaient cette inéquilatéralité qui paraît propre à ces ovules. Enfin le *C. Deplancheana* a contribué également à démontrer la constance de ce caractère de la placentation basilaire dans le genre *Casuarina*".

„S'il était permis de faire une hypothèse, ne pourrait-on pas supposer que, si les trois ou quatre ovules du *C. angulata* s'étaient développés, le placenta serait resté au centre de la cavité ovarienne, comme cela a lieu dans les Santalacées".

Il fallait ces citations assez étendues pour démontrer une chose qui, au premier abord, semble bien invraisemblable, savoir que le désaccord entre les vues des différents auteurs sur l'ovaire et les ovules des *Casuarina* est tellement grand que l'on ne sait pas encore: *a.* si l'ovaire n'a qu'une loge ou s'il en a deux, *b.* si les ovules sont anatropes, semi-anatropes ou orthotropes, *c.* si les ovules sont pendants, insérés latéralement ou à placentation basilaire. Mais, ce qu'il y a de plus singulier encore, c'est que sur plusieurs de ces points les différents auteurs ont raison et tort en même temps. Ainsi, les ovules sont attachés et par le sommet et par la base, de sorte qu'ils sont pendants et dressés à la fois, tandis que dans leur jeune âge on peut leur attribuer à raison une insertion latérale. Comment expliquer toutes ces contradictions, réelles ou non? Elles s'expliquent par le singulier mode de développement de la fleur, différent de celui des autres Angiospermes.

La figure 3 de la Pl. XIV représente une section médiane à travers la région ovarienne d'une fleur un peu plus âgée que celle de la figure 1. Comparée à celle-ci, notre figure prouve qu'il y a eu une notable élargissement dans la partie basale de la fleur, élargissement auquel la région axile n'a pas man-

qué de prendre part. Au centre on remarque, vers le côté postérieur de la fleur une ligne foncée verticale, mais un peu courbée et vers le côté antérieur une étroite fente de même quelque peu courbée. Le tissu compris entre cette ligne noire d'une et la fente d'autre part, est en *continuation directe*, en haut avec les rangées de cellules qui vont faire partie du cylindre stylaire, en bas avec le tissu qui se trouve au-dessous de la cavité ovarienne.

Ainsi, au moment où dans la région ovarienne apparaissent les premiers indices d'une prochaine formation d'ovules, la partie axile est occupée par un tissu *continu* depuis le cylindre stylaire jusqu'à la base de la fleur. Nous venons de parler de „cavité ovarienne”, et en effet celle-ci a réapparu. Pour bien se rendre compte de ce qui est arrivé, il faut comparer la figure 5 Pl. XIV — représentant une section transversale par la région ovarienne d'une fleur un peu plus âgée que celle de la figure 3 — aux figures 10*a* et 10*b* de la Planche XIII. Il se trouve qu'à droite et à gauche de la mince ligne noire qui représentait le dernier vestige de la cavité ovarienne, une énergique croissance locale s'est fait jour, et la suite de cette croissance, peut-être déjà commencée dans le cas de la figure 10*b* à droite, deux protubérances se produisent, une de chaque côté de la médiane. Ces protubérances poussant l'une contre l'autre amènent une réouverture de la fente fermée pendant longtemps, ou, en d'autres termes une réapparition de la cavité ovarienne. Bien qu'il soit difficile chez les *Casuarina*, et cela même dans des stades beaucoup plus avancés, d'indiquer exactement les limites de ce qui est placenta et de ce qui est ovule, on peut dire en tout cas que la placentation est *pariétale* et non *basilaire*. Seulement, répétons-le, à la suite de la curieuse évolution de la fleur, ces protubérances qui initient la formation des ovules, sont, dès le moment où elles prennent naissance, reliées par des cordons cellulux, en haut à la base du cylindre stylaire, en bas aux tissus qui se trouvent au-dessous de la cavité ovarienne.

On ne peut *pas* dire, pas même théoriquement, que les deux

ovules de notre *Casuarina* tirent leur origine du carpelle antérieur tandis que le carpelle postérieur resterait stérile <sup>1)</sup>. Déjà notre figure 5 de la Planche XIV prouve le contraire, ce qui n'est que confirmé par plusieurs figures de la planche suivante. Même le fait que les deux ovules sont dirigés vers le côté antérieur de la fleur n'est pas constant, comme le prouve le cas représenté dans la figure 10 de la Planche XV; cas assez rare il est vrai mais dont j'ai cependant vu plusieurs exemples. Théoriquement parlant, les ovules naissent dans les endroits où aurait eu lieu l'union des bords des deux carpelles opposés, et il n'y a pas plus de raison pour considérer les ovules comme productions spéciales d'un des carpelles que de l'autre. Il me paraît probable que seules des causes externes entrent ici en jeu, pour induire les ovules, insérés latéralement, à se porter plutôt en avant que vers le côté postérieur de la fleur.

La section axile de la figure 4 Planche XIV provient d'une fleur un peu plus âgée que celle de la figure 3, et ce que nous venons de dire à-propos de celle-ci s'applique aussi à la figure 4. Les figures 4 et 6 proviennent de fleurs à-peu-près du même âge; seulement la section transversale de la figure 6 présente un exemple d'une anomalie bien peu fréquente, et c'est même pour cela que je la mets sous les yeux du lecteur. D'emblée on voit, que dans le cas de cette figure 6 il ne s'est produit qu'un seul mamelon et celui-ci est inséré latéralement; aussi ce cas anormal démontre à son tour que la placentation n'est autre que pariétale.

La région ovarienne représentée en section axile par la figure 1 de la Planche XV est un peu plus avancée de nouveau que celle de la figure 4 de la planche précédente. Toutefois, il n'y a pas encore lieu d'admettre une différenciation en placenta et en ovule. Les sections transversales des figures 2 et 3 de la Planche XV sont fournies par des fleurs du même âge environ que celle de la figure 1. Il ressort de l'inspection de ces deux

---

1) Comp. e. a. Engler dans: *Natürliche Pflanzenfamilien*, 14e Lief. p. 16; — Eichler: *Blüthendiagramme*, loc. cit.



coupes transversales, qu'il se manifeste de bonne heure une disparité entre les deux protubérances. Aussi, seule, la plus grande viendra à bien, tandis que la plus petite ne donnera naissance qu'à un ovule à jamais stérile.

Bien qu'il n'y paraisse pas, il faut assigner dans le cas de la figure 4a Pl. XV, à l'extrémité de la protubérance une nature ovulaire, où, pour s'exprimer avec plus de précision, cette extrémité représente le premier commencement d'un uncelle. C'est le développement ultérieur qui nous autorise à admettre dès ce stade une différenciation commençante de tissu ovulaire par rapport au placenta. Une fleur à-peu-près aussi âgée que celle de la figure 4a, a fourni la coupe transversale de la figure 5. On y voit que l'inégalité entre les deux protubérances s'est beaucoup accentuée. En second lieu cette figure nous apprend que les parties que nous pouvons désormais appeler „placentaires” des deux protubérances opposées s'appliquent étroitement l'une contre l'autre; dans notre figure il ne reste plus entre elles qu'une mince ligne de démarcation, et il semble qu'une réelle concrescence ne tardera pas à avoir lieu. En effet, cette union s'effectue très peu de temps après (fig. 9 et 11, Pl. XV) et la cavité ovarienne se trouve en cet endroit être „partagée en deux par une masse celluleuse du placentaire” comme il est dit dans le traité de le Maout et Decaisne. A un autre égard encore les auteurs de ce traité ont eu raison dans leurs vues sur l'ovaire des *Casuarina*, malgré les critiques qu'on leur a adressées. Si l'on examine ensemble les figures 4a et 5 et si on les compare aux stades plus jeunes qui viennent d'être décrits, on sera aisément persuadé qu'il doit se former dans la partie inférieure de l'ovaire, à la suite du mode de développement, une petite cavité tournée vers le côté postérieur de la fleur. C'est cette cavité, dont on a nié plus tard l'existence, qui a été reconnue par M. Bornet et Decaisne et à laquelle le Maout et Decaisne ont donné le nom de „chambre à air.”

En comparant les figures 3 et 4 de la Planche XIV aux figures 1 et 4a de la Planche XV, on remarquera que la bande celluleuse qui unit le cylindre styloïde au tissu placentaire a



d'abord une position rigoureusement transversale, mais que plus tard elle devient inclinée. Ce changement de position continue (fig. 7) au fur et à mesure que le développement des ovules avance, et finalement le *pont* qui fait communiquer directement la base du cylindre stylaire au tissu placentaire occupe une position presque verticale (fig. 2, 3, 4, Pl. XVI vers *d*).

Avant de passer outre il importe de revenir un instant vers la fig. 4a de la Planche XV. Cette figure n'est qu'une reproduction beaucoup grossie de la partie inférieure de la préparation représentée par la figure 4b. Celle-ci montre, d'accord avec ce qui a été dit plus haut, que les ovules ne commencent à prendre naissance que lorsque la fleur est déjà depuis longtemps formée. Il y a autre chose encore que l'inspection de cette figure nous apprend. On a vu que les très jeunes fleurs sont portées sur de courts „pédicelles”; quelque courts que ceux-ci soient, toujours est-il que le fond de la cavité ovarienne primitive se trouve au début à un certain niveau *au-dessus* de la surface de l'axe de l'inflorescence. A la suite d'une croissance intercalaire localisée autour de la région ovarienne, mais à laquelle celle-ci ne prend elle-même pas part, on voit à la fin justement le contraire; la région ovarienne se trouve *au-dessous* du niveau de la surface de l'axe de l'inflorescence, elle est enfoncée dans cet organe (comp. fig. 4b Pl. XV, et aussi, bien qu'à un moindre degré fig. 3, 4, Pl. XIV).

Les esquisses reproduites dans les figures 6 à 11, Planche XV et 1 à 4, Planche XVI, suffiront à donner une idée générale de l'évolution des ovules. Dans la figure 6, Pl. XV le nucelle et le tégument interne sont distincts, le tégument externe (*t. ext.*) ne commence qu'à se produire; la section longitudinale de la figure 8 représente un stade un peu plus avancé. Les sections transversales des figures 9 et 11 ne réclament aucun commentaire; rappelons seulement que la ligne de démarcation entre les deux placentes a disparu. Plus haut il a déjà été question de l'anomalie que présente le cas de la figure 10; en tant que les placentes avec leurs ovules se dirigent vers des côtés opposés de la fleur.

Dans les esquisses des figures 7, Pl. XV et 1 Pl. XVI, l'endroit où le cylindre stylaire (*c. st.*) se rattache à la région ovarienne est teinté en gris, tandis que *cr.* indique la couche de cristaux qui vient former une espèce d'enveloppe spéciale autour de la cavité ovarienne (comp. fig. 1 Pl. XXII).

Enfin les esquisses des figures 2 et 3 Pl. XVI représentent des ovules presque adultes et la figure 4 un ovule adulte. Dans la figure 3 les lignes bleues indiquent les contours et le faisceau fibro-vasculaire du second ovule, situé derrière celui indiqué par des lignes noires.

Les esquisses que nous venons de passer rapidement en revue nous apprennent deux choses. D'abord que les ovules ne sont pas orthotropes comme on l'a dit, mais semi-anatropes, tel que les ont décrit le Maout et Decaisne. Ensuite, qu'il se forme dans le fond de la cavité ovarienne, par croissance intercalaire, un pied adossé à la „chambre à air” (fig. 4a Pl. XV). Ce pied qui prend finalement des dimensions considérables (fig. 4. Pl. XVI), est commun aux deux ovules dans sa partie basale, mais bifurqué en haut (fig. 3. Pl. XVI); il n'est autre que le „funicule” dont M. Bornet a dit avec raison qu'il n'est „pas libre normalement.” <sup>1)</sup>

Il résulte de l'exposé consigné dans ce paragraphe que toutes les données que nous possédions sur l'ovaire et les ovules des *Casuarina* étaient inexactes ou incomplètes. Seules, les indications fournies par M. Bornet aux auteurs du „Traité de Botanique” sont confirmées par les présentes recherches. Les paroles citées plus haut, de la monographie de M. Poisson ne reposent évidemment pas sur une étude détaillée du développement de la fleur femelle suivi pas-à-pas; elles rendent plutôt une manière de se représenter ce développement d'après quelques données, qui se trouvent maintenant avoir été insuffisantes. Ceci n'a rien d'étonnant, empressons-nous de le reconnaître; il n'y avait pas lieu de soupçonner que les *Casuarinées* eussent

1) *Le Maout et Decaisne: Traité général de botanique*, 1868 p. 533.

le curieux mode d'évolution de leurs fleurs femelles, que j'ai tâché d'exposer dans les pages précédentes.

Si mes recherches sur les *Casuarina* m'ont conduit vers un désaccord avec les vues émises par M. Poisson sur le développement du gynécée, nous devons, d'autre part, à ce savant la connaissance d'un point très important pour les *Casuarina*. Je veux parler de l'adhérence des ovules au sommet de la cavité ovarienne, fait signalé par M. Poisson dans les paroles citées plus haut. Seulement, nous savons maintenant que si les ovules adhèrent au sommet de la cavité ovarienne, ce n'est pas là l'effet d'une condescence arrivée tout-à-fait sur le tard — comme le croyait M. Poisson — mais qu'il faut chercher au contraire l'explication de ce phénomène dans les tout premiers stades du développement de la fleur femelle.

Le rôle que joue, dans la vie des *Casuarina* ce pont qui unit le cylindre stylaire au tissu placentaire est d'une telle importance que c'est en premier lieu pour connaître exactement l'origine de l'„adhérence” en litige, que les investigations traitées dans ce paragraphe ont été entreprises. L'„adhérence” ou le „pont” en question, *servira de voie au tube pollinique qui n'entre jamais dans la cavité ovarienne*.

## § 2. Le tissu sporogène et les macrospores.

Dans les jeunes sporanges des Cryptogames vasculaires une cellule sous-épidermique ou bien une rangée ou une couche de cellules sous-épidermiques, constituent ce que M. Goebel a nommé l'„archéspore” <sup>1)</sup>. Une ou plusieurs „cellules-mères primordiales” tirant leur origine de l'archéspore, engendrent un „tissu sporogène”, massif composé de nombreuses cellules. Là où il y a hétérosporie, le tissu sporogène des macrosporangies ne renferme qu'un nombre restreint de cellules engendrant des macrospores venant à bien; les autres cellules du tissu sont résorbées et

---

1) Goebel: Beitr. zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Sporangien I, Bot. Zeit. 1880, p. 546.

utilisées de différentes manières, soit après, soit avant d'avoir engendré des cellules ayant le caractère de spores stériles.

On retrouve l'archéspore partout dans les jeunes „macrosporangées” des Phanérogames. Quant au tissu sporogène il faut faire une distinction entre les Gymnospermes et les Angiospermes. Chez les Gymnospermes, le tissu sporogène prend souvent encore un développement considérable; notamment dans les *Cycadées*<sup>1)</sup> mais aussi, bien qu'à un moindre degré, dans d'autres Gymnospermes (*Cupressus*, *Callitris*). Il arrive cependant souvent chez les conifères et les Gnétacées qu'il n'y a plus que „quelques cellules-mères de macrospores” et que l'on ne peut plus parler de tissu sporogène proprement dit.

Qu'il y ait un tissu sporogène bien développé ou qu'il n'y en ait pas, toujours les cellules-mères des macrospores se divisent autrement que dans les Cryptogames vasculaires. Il n'y a plus de tétrades; la cellule-mère d'une macrospore (sac embryonnaire) s'allonge et se divise par quelques cloisons superposées, à aspect luisant.

L'article de cette rangée qui va devenir sac embryonnaire opère en grandissant un refoulement de ses cellules-soeurs particulier aux plantes phanérogamiques. Il paraît que chez les Gymnospermes on trouve rarement, dans le jeune macrosporangée, quelques macrospores stériles prenant un certain développement, à côté de l'unique macrospore fertile qui devient sac embryonnaire.

Grâce aux belles recherches de M. Strasburger et de ses élèves, de M. Guignard et d'autres botanistes, nous savons aujourd'hui que les phénomènes se passant dans les macrosporangées des nombreuses Angiospermes étudiées, se sont beaucoup simplifiés.

Le cas le plus simple est celui découvert par M. Mellink<sup>2)</sup> dans le *Tulipa Gesneriana* et le *Lilium bulbiferum*, où la cellule sous-épidermique qui est l'archéspore se change directement,

1) Voy. Warming: Recherches et remarques sur les Cycadées. (Mém. Acad. R. des Sciences, Copenhague 1877) p. 2 (17). — aussi ces ANNALES Vol. II, p. 43—47.

2) Mellink: Over de ontwikkeling van den kiemzak bij Angiospermen, Leiden 1880.



sans cloisonnement aucun, en sac embryonnaire. De pareils cas sont rares. Dans la grande majorité des Angiospermes étudiées on a retrouvé le type de développement établi par M. Strasburger. Une cellule sous-épidermique représentant l'archéspore se divise par une cloison transversale; la cellule-fille supérieure, celle qui est adossée contre l'épiderme, est „cellule de calotte”, l'inférieure est la „cellule-mère primordiale.” La cellule de calotte peut s'accroître et se cloisonner tandis que la cellule-mère primordiale devient directement cellule-mère de macrospore fertile (sac embryonnaire); à cet effet elle se divise à l'aide d'une ou de plusieurs cloisons transversales. Un des articles de la rangée ainsi formée devient sac embryonnaire en refoulant les cellules-soeurs; c'est presque toujours l'article inférieur qui prend le dessus. Dans de rares cas une des cellules-soeurs du sac embryonnaire au lieu d'être refoulée tout de suite, prend un certain développement, qui cependant ne va pas assez loin pour donner à la cellule le caractère d'une macrospore stérile, rang qui sans aucun doute revient théoriquement aux cellules-soeurs du sac.

Parfois le nucelle des Angiospermes étudiées renferme deux ou même plusieurs cellules-mères de sac embryonnaire<sup>1)</sup>. Dans ces cas-ci on peut à la rigueur parler d'un tissu sporogène très réduit, comme M. Goebel a fait observer avec raison<sup>2)</sup>. Le plus souvent une des cellules-filles assure dès le commencement sa suprématie en refoulant et en résorbant, avant qu'elles aient pu prendre un certain développement, non seulement ses cellules-soeurs mais aussi les cellules-filles des autres cellules-mères. Cependant, il arrive qu'outre le jeune sac embryonnaire, quelques cellules-filles prennent un développement assez considérable pour mériter le nom de macrospores (sacs embryonnaires) stériles<sup>3)</sup>. Il est bien rare, toutefois qu'une de ces

---

1) On se rappellera que l'exemple le plus intéressant est fourni par le *Rosa lirida*; comp. Strasburger: Befrucht. und Zelltheil. 1878 — Angiospermen und Gymnospermen 1879.

2) Goebel: Grundzüge der Systematik, 1882, p. 439.

3) Déjà en 1849 Tulasne a signalé la présence de sacs embryonnaires stériles



macrospores stériles, toutes destinées à disparaître, réussisse à arriver jusqu'à la formation d'un appareil sexuel <sup>1)</sup>).

Nous allons voir que le nucelle des *Casuarinées* devient le théâtre d'une série de phénomènes et de transformations, tellement différentes de ce qu'on connaît pour les autres Angiospermes, qu'il faut chercher les termes de comparaison chez les Cryptogames vasculaires et chez les Gymnospermes.

Mes recherches ont porté sur trois espèces de *Casuarina*. Les figures 5 à 13 de la planche XVI et 1 à 4 de la planche XVII, desquelles nous allons nous occuper en premier lieu, se rapportent toutes au *Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

Toutes ces figures représentent des sections axiles. Dans le cas de la figure 5, où le tégument interne venait seulement d'apparaître, je n'ai pas encore pu reconnaître des cellules d'archéspore. Il est possible cependant qu'à ce stade l'archéspore soit déjà différencié; alors les deux grandes cellules sous-épidermiques qu'on voit au sommet de la protubérance dans la figure 4a, Planche XV, étaient peut-être des cellules d'archéspore.

Je n'ai pas cru me tromper en assignant aux quatre grandes cellules sous-épidermiques dans la section axile de la figure 6, Pl. XVI le rang de cellules d'archéspore. Deux de ces cellules se sont cloisonnées, donnant naissance de la sorte à deux cellules-mères primordiales. Dans les figures de cette planche et de la planche suivante j'ai indiqué les cellules-mères primordiales et le tissu sporogène qu'elles engendrent, par une teinte rougeâtre, teinte qu'elles n'ont pas en réalité bien-entendu.

Dans le cas de la fig. 9 il est un peu douteux que les deux cellules teintées méritent en réalité le nom de cellules-mères primordiales. Au contraire, les sections axiles représentées par les figures 7 et 8 laissent beaucoup moins de doutes sur la jus-

---

e. a. dans le *Cheiranthus Cheiri* et l'*Isatis tinctoria* (Ann. Sc. Nat. III Série, Bot. T. XII). Dans le *Cheiranthus*, M. Strasburger n'a trouvé le plus souvent qu'un seul sac embryonnaire. (Ueb. Befrucht. und Zelltheil. 1878 p. 36.

1) M. A. Fischer a décrit et figuré un cas, anormal, de ce genre pour le *Tri-glochin palustre* (Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XIV. Jena 1880 p. 98).

tesse de l'interprétation; la disposition des cellules paraît indiquer l'ensemble des cellules tirant leur origine de l'archéspore.

La manière d'envisager ces jeunes stades est question d'interprétation, j'en conviens. Mais, dès qu'on s'adresse à des stades un peu plus avancés, il n'y a plus qu'à se rendre à l'évidence des faits.

Dans les cas des figures 10 et 11, Pl. XVI et 1, Pl. XVII le tissu sporogène se présente sous forme d'un cylindre assez épais occupant le centre du nucelle. Les cellules du tissu sporogène, assez bien délimité d'ailleurs, se distinguent déjà maintenant des cellules enveloppantes par de plus grandes dimensions. Ce caractère s'accroît de plus en plus comme l'indique la figure 12, Pl. XVI. Enfin, dans des nucelles un peu plus âgés, comme ceux représentés en sections axiales dans les figures 2 et 3 de la planche XVII, les cellules du tissu sporogène sont beaucoup plus grandes que les éléments des couches enveloppantes. Les cellules qui touchent au tissu sporogène — „cellules de bordure” <sup>1)</sup> — sont généralement aplaties.

Jusqu'au stade représenté par la figure 12. Pl. XVI, le tissu sporogène descend jusque dans le bas du nucelle. Mais, peu après, une forte croissance intercalaire va se manifester dans la partie basale du nucelle (fig. 2, 3, Pl. XVII). Dans l'intérieur du tissu produit par cette croissance intercalaire il se forme une espèce de faisceau de cellules allongées reliant le tissu sporogène à la chalaze. La formation de ce pédicelle interne, qui semble être la continuation directe du tissu sporogène, est cause qu'il n'est guère possible d'indiquer exactement la limite inférieure de ce tissu, ce que démontrent les figures 2 et 3. Il est peut-être permis de rappeler ici que dans les sporanges des Sélaginelles, le manteau de cellules de bordure qui recouvre le tissu sporogène présente en bas une lacune qui est fermée par des cellules d'origine et de forme différentes <sup>2)</sup>. A l'exception de l'étroite région basale, le tissu sporogène

1) Les „Tapetenzellen.”

2) Goebel: Entwicklungsgesch. d. Sporangien (Bot. Zeit. 1881) p. 699.

de notre *Casuarina* est généralement bien délimité. Même lorsque au premier abord la limite paraît peu nette au sommet, la nature différente des parois cellulaires ne laisse le plus souvent pas de doutes sur la limite réelle entre le tissu sporogène et la calotte (fig. 13. Pl. XVI).

Dans les figures 5 à 8 de la Planche XVII, j'ai représenté des sections axiles de nucelles d'âge différent, du *Casuarina Rumphiana* Miq. Elles suffiront à démontrer que les choses s'y passent de la même manière que dans le *Casuarina suberosa*; seulement, chez le *C. Rumphiana* le tissu sporogène est plus étroit et moins bien délimité. Peu de temps après être arrivé au stade représenté par la figure 3 Pl. XVII, le tissu sporogène du *C. suberosa* prend un aspect différent. La plupart des grandes cellules qui jusque là composaient le tissu sporogène, se divisent, rapidement à ce qu'il paraît, par quelques cloisons transversales (fig. 4, Pl. XVII). Ces cloisons sont un peu épaissies et elles ont un aspect luisant; bref, elles ressemblent beaucoup aux cloisons qui se forment dans les cellules-mères de sac embryonnaire chez les autres Angiospermes. Il ne saurait être douteux, d'ailleurs, que les grandes cellules du tissu sporogène des *Casuarina* sont équivalentes aux cellules-mères de sac embryonnaire des autres Angiospermes, du moins en principe. Il s'agit d'ajouter cette restriction, parce que la majeure partie de ces grandes cellules ne produit pas même des macrospores stériles.

Dès que le cloisonnement transversal des éléments du tissu sporogène a eu lieu, les macrospores commencent à se différencier. Ainsi la section axile dont la moitié inférieure a été représentée dans la figure 5a de la Planche XVIII, provenait d'un ovule un peu plus âgé seulement que celui de la figure 4 Pl. XVII. Dans cette figure 5a de la planche XVIII on voit, au milieu du tissu sporogène, trois macrospores très jeunes, venant seulement de prendre naissance. Bornons-nous pour le moment à indiquer ce stade où les macrospores commencent à se former; plus bas nous reviendrons aux rapports entre les jeunes macrospores et leurs cellules-soeurs.

Toutes les figures dont il a été question jusqu'ici dans ce

paragraphe ont été prises d'après des préparations traitées par l'eau de Javelle. Une fois transparentes, je les ai colorées avec le brun Bismarck <sup>1)</sup>. Cette substance n'a pas d'effet sur les éléments en tissu sporogène, tandis qu'elle colore les parois des autres cellules du nucelle; par là le tissu sporogène, comme ensemble, se détache mieux sur les couches enveloppantes.

L'eau de Javelle m'a de nouveau rendu de grands services, mais l'étude du développement du tissu sporogène sur des préparations rendues transparentes est loin d'être des plus faciles. La transparence même de la préparation rend parfois difficile d'indiquer à un endroit donné, la limite exacte du tissu sporogène. D'ailleurs, en définitive, puisqu'on a fait disparaître les cellules mêmes, on ne juge, dans des préparations rendues transparentes, des différenciations survenues que d'après la disposition et les dimensions des enveloppes cellulaires.

Maintenant, je veux bien admettre qu'on ne pensera pas à attribuer l'origine de figures comme 2 et 3 de la planche XVII à des erreurs d'observation; les dimensions des éléments constitutifs du tissu sporogène étant trop différentes de celles des autres cellules du nucelle, pour que des erreurs aussi graves soient admissibles a priori. Mais, en tout cas, en ne s'adressant qu'aux enveloppes cellulaires, tout signe de différenciation résidant dans les cellules-mêmes passe inaperçu. D'autre part, la présence, dans le nucelle des *Casuarina*, d'un grand massif de cellules formant ensemble un tissu sporogène généralement bien délimité, constitue une différence tellement grande avec les autres Angiospermes, qu'il importe de ne pas laisser subsister les moindres doutes sur la réalité des faits énoncés.

A cet effet je prierai le lecteur de s'adresser à la Planche XVIII. L'esquisse de la figure 1a représente un nucelle du *Casuarina glauca* Sieb. en section longitudinale; la place occupée par le tissu sporogène, avec son „pédicelle", est indiquée par une teinte rougeâtre. La coupe représentée dans cette figure, et en

---

1) Procédé recommandé par M. M. van Tieghem et Douliot: Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes. Paris. 1889, p. 5.



partie dans la figure 1*b*, a été faite au microtome, après fixation préalable dans l'alcool et inclusion dans la paraffine. La figure 1*b* donne, à plus fort grossissement, les détails d'une partie du nucelle de la figure 1*a*.

Au premier coup d'oeil on voit que le tissu sporogène tranche, avec la plus grande netteté, sur les tissus environnants, et cela d'abord par ses limites bien précises, mais surtout par l'aspect entièrement différent de ses cellules. Cette différence avec les autres cellules du nucelle est tellement accentuée dans cette figure 1*b*, que le lecteur sera probablement enclin à penser, qu'en faisant ce dessin, j'ai forcé la note, si cette expression familière est permise <sup>1)</sup>. Mais je puis dire que la figure 1*b* rend exactement ce que l'on voyait dans la préparation, sans exagération aucune. D'ailleurs, la figure 2*b* nous offre des différences non moins nettes entre le tissu sporogène et le reste du nucelle. Cette figure provenant d'un nucelle du *Casuarina glauca* Sieb. un peu plus âgé, représente, à plus fort grossissement, le milieu de la coupe (faite au microtome) représentée dans la figure 2*a*.

Ces figures 1*b* et 2*b* ne servent pas seulement à confirmer les assertions émises plus haut, sur les grandes dimensions et les limites nettes du tissu sporogène; elles nous initient en même temps dans les différenciations internes dont ce tissu devient à son tour le théâtre.

D'emblée la figure 1*b* nous fait connaître les trois éléments que l'on peut rencontrer dans le tissu sporogène des *Casuarina*, au moment où les macrospores commencent à se différencier. Les petites cellules, à protoplasma assez dense et noyau distinct, sont des éléments pour ainsi dire inactifs, du tissu sporogène, parce qu'elles ne tardent pas à être refoulées et résorbées pendant que les macrospores s'accroissent. Ainsi, dans le cas de la figure 2*b* presque toutes ces petites cellules ont disparu;

---

1) En revoyant, quelque temps après l'avoir faite, l'esquisse de la fg. 1*b*, j'ai cru moi-même avoir exagéré la différence. En examinant de nouveau la préparation j'ai trouvé qu'il n'en était rien; un des collègues, occupant dans ce moment-là une table dans le laboratoire réservé aux visiteurs, a bien voulu s'en assurer comme moi.



on n'en voit plus que quelques restes plus ou moins aplatis, vers les limites du tissu sporogène. Les grandes cellules, dans les figures 1*b* et 2*b*, ne sont autres que des macrospores. Enfin la figure 1*b* renferme un seul représentant de la troisième sorte d'éléments, savoir *une trachéide*. En effet, quelque singulier que cela paraisse, il se forme parfois au beau milieu du tissu sporogène des *Casuarina*, des trachéides. Autant que je puis en juger ces trachéides, prenant naissance dans un tissu où on ne s'y attendrait certainement pas, sont généralement peu nombreuses.

Des trois espèces de *Casuarina* que j'ai étudiées, le *C. glauca* renferme presque constamment des trachéides dans le tissu sporogène (Pl. XIX et XX). Elles me paraissent moins fréquentes dans le *C. Rumphiana* Miq. Enfin dans le *C. suberosa* le tissu sporogène ne paraît jamais produire des trachéides; du moins je n'en ai jamais vu, malgré le très grand nombre d'ovules examinés.

Cette curieuse production de trachéides, aux dépens de cellules du tissu sporogène, est analogue à la formation des élatères dans les Hépatiques. Seulement, tandis que chez celles-ci le rôle des élatères est évident, il n'en est pas du tout ainsi pour les trachéides du tissu sporogène des *Casuarina*; au contraire leur rôle me semble assez énigmatique.

Revenons après cette digression sur ses trachéides, au tissu sporogène même.

L'esquisse de la fig. 3*a* représente une section axile d'un ovule du *Casuarina Rumphiana* Miq.; comme dans les autres figures la teinte rougeâtre indique le tissu sporogène. Une partie de cette coupe est reproduite à plus fort grossissement dans la figure 3*b*. Vers la limite, très nette, du tissu sporogène on reconnaît encore les restes de cellules „inactives" presque entièrement refoulées et résorbées<sup>1)</sup>. A part quelques-unes au

---

1) Si je nomme ces cellules „inactives", c'est en tant qu'elles ne forment ni macrospores ni trachéides; il est clair qu'elles servent à nourrir les spores qui se développent, comme dans d'autres sporanges chez lesquels le tissu sporogène renferme des cellules stériles.

centre, les autres cellules du tissu sporogène dans la figure 3*b* méritent le nom de macrospores. La figure 4 de la même planche nous montre un groupe de macrospores provenant d'un ovule stérile du *C. suberosa*.

Comme dernier exemple de la netteté que peut présenter la délimitation du tissu sporogène, je citerai la figure 1, Pl. XXI, dessinée d'après un nucelle du *C. suberosa* traité par l'eau de Javelle. Hormis les macrospores, les éléments du tissu sporogène n'étaient dans ce cas-ci plus guère visibles après le traitement par l'eau de Javelle. Cet effet, rarement aussi prononcé, faisait ressortir les limites du tissu sporogène avec une netteté tout-à-fait remarquable.

Des coupes minces, où les cellules n'ont subi d'autre traitement que la fixation par l'alcool, peuvent nous rendre de signalés services pour reconnaître les caractères distinctifs du tissu sporogène par rapport aux autres éléments du nucelle. Nous venons de le voir à propos des figures 1*b* et 2*b* de la planche XVIII. Seulement, dès qu'il s'agit d'étudier la croissance des macrospores des *Casuarina*, de minces coupes ne servent qu'à nous induire en erreurs il faut au contraire étudier soit de jeunes nucelles en entier, soit des coupes relativement épaisses <sup>1)</sup>, traitées par l'eau de Javelle. Les planches XIX et XX vont nous apprendre pourquoi.

Dans ces planches il n'est en général tenu compte ni des limites du tissu sporogène, ni des éléments de ce tissu, autres que les macrospores et les trachéides. Dans les figures où les autres cellules du nucelle sont représentées, je n'ai dessiné qu'une seule couche de cellules, celle que présentait la section optique médiane. L'ensemble des macrospores est, au contraire, toujours rendu de façon perspective, à l'exception de la figure 1, Pl. XX.

Trois des huit macrospores que l'on voit dans la figure 1 de la planche XIX, commencent à produire des prolongements

---

1) Je dis »relativement" épaisses, pensant surtout aux coupes faites au microtome; le jeune nucelle étant bien peu volumineux, l'épaisseur »absolue" d'une coupe ne saurait être considérable.

qui se dirigent vers le bas du nucelle. Il en est de même pour trois macrospores dans la figure 2 qui nous montre en outre une macrospore non allongée, une trachéide et une cellule-mère de spores, divisée par six cloisons à aspect luisant. La figure 3, provenant d'un ovule du même âge que ceux des figures 1 et 2, ne nous offre que trois macrospores, dont une allongée, et deux trachéides.

Dans la figure 4 provenant d'un ovule un peu plus âgé que ceux des figures précédentes on voit cinq macrospores, dirigeant des prolongements d'une certaine longueur vers la chalaze. Il en était de même pour les quatre macrospores, représentées en partie dans la figure 6a. Le cas de la figure 5 mérite plus particulièrement notre attention. On y voit, une trachéide, quatre macrospores encore réunies comme elles l'étaient dans leur cellule-mère, une sixième macrospore dont le prolongement *a pénétré dans la région chalazienne*.

Cette perforation de la chalaze n'est pas du tout un phénomène anormal et sans importance; au contraire, c'est un cas normal et auquel revient une grande importance physiologique, ce qui sera démontré dans le prochain paragraphe.

Dans la figure 2 de la planche XX on voit, outre une trachéide, cinq macrospores toutes prolongées en queues; deux d'entre elles viennent de pénétrer dans la chalaze. La section médiane de la figure 1 de la même planche montre au moins trois queues de macrospores pénétrées dans la région chalazienne; une s'est insinuée entre les jeunes éléments du faisceau fibro-vasculaire du „funicule” (comp. aussi la fig. 5, Pl. XIX).

J'ai ajouté les figures 6 et 7 à la planche XX à cause des trachéides. Dans la première de ces figures on voit, outre la cellule-mère de macrospores divisée en cinq articles, deux macrospores qui viennent seulement de s'individualiser, et *quatre* trachéides. Dans la figure 7 la trachéide à gauche est d'aspect normal mais l'autre a un caractère mixte en tant qu'elle est surmontée par une cellule — provenant évidemment de la même cellule-mère — ayant, par ses dimensions, quelque peu le caractère d'une macrospore stérile.

Les figures de la planche XIX et la figure 2 de la planche XX démontrent que les macrospores, en s'allongeant, prennent des formes bien peu régulières. Les queues des macrospores s'enchevêtrent et s'entortillent de toutes les manières possibles; l'examen des figures 3, 4 et 5 de la planche XX peut en donner une idée. Ces figures qui représentent l'ensemble des macrospores de trois nucelles, sont prises en changeant continuellement la mise-à-point. Elles font comprendre pourquoi de minces coupes menées par les nucelles ne peuvent jamais nous donner une idée juste de la forme et du nombre des macrospores.

Quant à ce nombre de macrospores qui se développent, généralement pas très grand dans le *Casuarina glauca*, il devient souvent considérable dans le *Casuarina suberosa*. Ainsi dans les figures 3 et 7 de la planche XXI on en compte dix et dans la figure 1 seize, tandis que dans d'autres cas j'en ai pu compter jusqu'à une vingtaine. Lorsque les macrospores sont aussi nombreuses il y en a généralement quelques-unes, du côté de la région micropylaire qui ne produisent pas de queues (fig. 1, 3, 7, Pl. XXI).

Il a été dit plus haut que les grandes cellules du tissu sporogène des *Casuarina*, se divisant par plusieurs cloisons transversales à aspect luisant, sont équivalentes aux cellules-mères de sac embryonnaire des autres Angiospermes. Cette homologie semble peu douteuse; seulement, tandis que chez les autres Angiospermes il n'y a le plus souvent *qu'une seule* cellule-mère de sac embryonnaire, ou bien s'il y en a plus d'une que leur nombre est très restreint, il faut évaluer le nombre des cellules-mères de macrospores (et des autres éléments du tissu sporogène) chez le *Casuarina suberosa* à plus de trois cents en moyenne.

Outre cette énorme différence en nombre entre les cellules-mères de macrospores chez les *Casuarinées* et les autres Angiospermes, les premières se distinguent encore par un autre mode de différenciation des macrospores, par rapport à leurs cellules-soeurs. Depuis les recherches de M. Strasburger de 1878



on sait que chez les Angiospermes, la cellule qui deviendra sac embryonnaire, refoule et résorbe d'une manière spéciale les autres cellules provenant de la même cellule-mère. Plus tard ce même refoulement des cellules-soeurs a été constaté pour les macrospores (sacs embryonnaires) des Gymnospermes. Vu la généralité de ce phénomène, il est étonnant que le refoulement spécial des cellules-soeurs par les jeunes macrospores, *ne se trouve pas* chez les Casuarinées. Ainsi dans le cas représenté par la figure 5b de la planche XVIII, où l'on voit trois jeunes macrospores en voie de développement, il n'est pas question de refoulement de cellules-soeurs; il n'est pas douteux, cependant, que ces trois cellules soient en effet de jeunes macrospores, puisque celle indiquée par  $m^1$ , et qui serait devenue sac embryonnaire, est déjà munie d'un appareil sexuel. Au lieu d'être refoulées, les cellules-soeurs commencent, au contraire, souvent à prendre une certaine part à l'élargissement des macrospores; cela se voit par exemple dans la figure 5 Planche XXI et dans la figure 5b Planche XVIII. Dans cette figure-ci la supérieure des deux macrospores indiquées par  $m$  surmonte une cellule-soeur qui s'est même cloisonnée pour faire face à l'élargissement. Même lorsque les prolongements commencent à se produire, les cellules situées immédiatement au-dessous des macrospores sont épargnées (fig. 4. Pl. XXI). Finalement, bien entendu, les cellules-soeurs des macrospores disparaissent aussi, soit avant, soit après que la macrospore qui est sac embryonnaire prend un essor spécial. Mais, en résumant, on peut dire que chez les *Casuarina* la croissance des jeunes sacs embryonnaires ne se fait *pas* en premier lieu aux dépens de leurs cellules-soeurs, comme c'est le cas chez les autres Phanérogames.

Dans le paragraphe suivant nous reviendrons en détail sur le contenu de celle des macrospores qui devient sac embryonnaire. Mais avant de clore ce paragraphe-ci il importe de dire quelques mots du contenu des macrospores en général, avant l'entrée du tube pollinique dans le nucelle.

Pour ce qui est du contenu des macrospores, il s'agit de distinguer entre les ovules qui seront fécondés et ceux qui ne



le seront pas. Les *Casuarina* ont généralement deux ovules, parfois trois ou quatre <sup>1)</sup>. Quel que soit le nombre des ovules, il n'y en a qu'un qui sera fécondé. Maintenant, dans les ovules *non* destinés à être fécondés, j'ai rarement vu les macrospores se produire en queues; le plus souvent elles s'agrandissent *sans* s'allonger, c'est du moins la règle générale pour le *Casuarina suberosa*. Dans ces macrospores non allongées d'ovules qui ne seront pas fécondés, j'ai trouvé souvent deux noyaux cellulaires, d'assez grandes dimensions (fig. 4, Pl. XVIII).

Nous avons vu que parfois plusieurs macrospores prenant naissance dans le haut du tissu sporogène d'ovules destinés à être fécondés restent petites (voy. entre autres les figures 1, 2a et 3 Pl. XXI) <sup>2)</sup>. J'ai souvent trouvé dans ces macrospores peu développées d'ovules destinés à la fécondation, la présence de deux noyaux cellulaires au lieu d'un, être le seul signe d'une différenciation interne (fig. 9, Pl. XXI) tout comme chez les macrospores d'ovules non aptes à être fécondés, dont nous venons de parler.

Chez les ovules qui seront fécondés, les macrospores qui se développent bien — et c'est la majorité — présentent dans leurs sommets une intéressante différenciation interne. En effet, toutes ces macrospores renferment dans leurs sommets deux ou trois cellules; dans de rares cas on n'y trouve qu'une seule cellule <sup>3)</sup>. Dans la plupart des macrospores ces cellules formées au sommet sont nues. Je prierai le lecteur d'examiner à ce sujet les figures 8a et 9 de la planche XXI (les macrospores marquées: *m*) et les figures 3, 4, 5a et 6a de la planche XXV.

D'autres fois les cellules en question sont munies de parois cellulósiques, ce que démontrent les cas représentés par les figures 6a et 6b de la planche XIX et 2a 2b, 3, 5, 6 de la planche XXI. Ces cas figurés ne font pas l'effet qu'il s'est formé

1) Poisson: loc. cit.

2) Le cas représenté par la figure 3 de la planche XXI prouve qu'en bas aussi il peut y avoir des macrospores peu développées.

3) Il arrive, mais très rarement, de trouver quatre cellules nues dans le sommet d'une macrospore stérile.

d'abord deux cellules nues, ne s'enveloppant de membranes cellulósiques que plus tard; au contraire, ils démontrent plutôt qu'il se forme d'abord *une* cellule recouverte d'une membrane de cellulose, et que cette cellule se divise ensuite par une cloison verticale en deux cellules-filles, dont une peut se diviser encore une fois. Ainsi, si cette interprétation est juste — ce qui semble peu douteux — les cellules internes que renferment les sommets des macrospores chez les *Casuarina*, proviennent toujours *d'une cellule primaire*.

Disons dès maintenant que ces cellules internes dont nous parlons, ne sont autres que les éléments de l'appareil sexuel, qui semble ainsi provenir toujours d'une cellule-mère. Il faut considérer la cellule interne de la macrospore  $m^1$  de la figure 7, Pl. XXI, comme cellule-mère d'appareil sexuel. Dans la grande majorité des cas il n'y a dans le nucelle qu'une seule macrospore, à cellules internes munies de parois cellulósiques, *c'est le futur sac embryonnaire*. Mais ce caractère qui distingue généralement, dès le début, la macrospore fertile des macrospores stériles n'est pas constant. Il arrive, en effet, qu'on trouve dans le même nucelle plus d'une macrospore à cellules internes munies de membranes de cellulose. Il en était ainsi, par exemple, pour le cas représenté dans la figure 3 de la Planche XXI (macrospores  $m^1$  et  $m^2$ ); la forme de l'oosphère,  $o$  permet de dire que c'est la macrospore  $m^1$  qui serait devenue sac embryonnaire.

En résumé, toutes les macrospores bien développées d'ovules destinés à être fécondés, renferment un appareil sexuel. Généralement, *mais pas toujours*, la macrospore qui deviendra sac embryonnaire se distingue des autres par des membranes de cellulose autour des éléments de l'appareil sexuel.

La parfaite équivalence <sup>1)</sup> du futur sac embryonnaire et des macrospores stériles ne saurait être mise en doute.

1) Il est possible que l'homologie implique encore maintenant une équivalence physiologique et non seulement « morphologique »; si cela est le cas, une des autres macrospores (par exemple  $m^2$ , dans la fig. 3, Pl. XXI) pourrait revêtir le rôle de sac embryonnaire, si le sac embryonnaire ( $m^1$  fig. 3, Pl. XXI) venait à avorter de bonne heure.

### § 3. *Le tube pollinique et le sac embryonnaire.*

Dans les Gymnospermes le grain de pollen traverse le micro-pyle et arrive au sommet du nucelle; c'est là qu'il commence à germer.

Dans les Angiospermes étudiées jusqu'ici, le tube pollinique, après un parcours plus ou moins long sur le stigmate et dans le style, entre dans la cavité ovarienne et pénètre dans le micropyle.

Dans les *Casuarinées* le tube pollinique n'entre *pas* dans la cavité ovarienne et ne s'insinue pas non plus dans le micropyle; il pénètre dans le nucelle *par la chalaze*.

Dans les planches XXII, XXIII et XXIV destinées plus particulièrement à illustrer ce remarquable phénomène que présentent les *Casuarinées*, les bouchons de cellulose qui ferment en arrière les cavités des tubes sont teintés en bleu, d'après la coloration qu'ils présentent après un traitement par une solution mixte de bleu d'aniline et d'acide picrique.

Dans plusieurs figures j'ai teinté les parois du tube pollinique en rouge, afin de mieux le faire ressortir. Cette couleur rouge adoptée pour les parois du tube, n'est, d'ailleurs, pas entièrement conventionnelle; après un traitement par la coralline et l'eau de Javelle, ils conservent, en effet, souvent une teinte rouge, moins prononcée cependant que celle des figures.

A l'exception de quelques données sur l'embryogénie, les résultats de mes recherches consignés dans ce paragraphe-ci, se rapportent tous au *Casuarina suberosa* Ott. et Dietr. J'ai choisi cette espèce pour trois raisons, de nature tout-à-fait différente. D'abord, parce que j'ai pu récolter à plusieurs reprises, sur un grand spécimen qui se trouve dans le jardin de Tjibodas, une quantité de jeunes cônes dans tous les stades voulus. Ensuite parce que les jeunes cônes restent pendant assez longtemps relativement maniables; bien que le rasoir s'émousse à chaque moment on peut encore les couper malgré le grand nombre de cellules scléreuses et de cristaux, tandis que dans plusieurs autres

espèces ils deviennent de très bonne heure durs comme du fer. En troisième lieu, enfin, parce que le *Casuarina suberosa* n'a jamais plus de deux ovules, dont celui qui avortera se distingue facilement et de bonne heure de celui qui vient à bien. Les problèmes que j'avais à résoudre se trouvaient être aussi compliqués que nombreux, de sorte qu'il fallait choisir les cas les plus simples et écarter les espèces à plus de deux ovules, ainsi que celles où les ovules qui viennent à bien ne se distinguent pas assez facilement des ovules qui avortent.

Avant de nous adresser aux planches citées, il importe de dire que normalement il n'entre jamais plus d'un *seul* tube pollinique dans la région ovarienne. Bien que j'aie étudié un nombre considérable d'ovules, je n'ai pu constater aucun cas où plus d'un tube pénétrât dans cette région.

La figure 1 de la planche XXII représente, aussi fidèlement que possible, une section longitudinale de la région ovarienne, menée par la médiane de l'ovule qui vient à bien. On reconnaît les rangées de trachéides et les cellules à cristaux, formant ensemble une couche protectrice autour de la cavité ovarienne, dont il a été question dans le premier paragraphe. Le tube pollinique, qui descend du „cylindre stylaire” (*c. st.*), apparaît dans le „pont” qui relie l'ovule à la paroi de l'ovaire et dont nous avons retracé l'origine dans le premier paragraphe. Il se perd vers le bas, pour réapparaître dans le bout du faisceau fibrovasculaire qui conduit vers la chalaze. Après avoir produit dans la région chalazienne deux courtes branches, une vers le haut (seulement en partie visible dans la figure) et une en bas, le tube passe la chalaze, entre dans le nucelle et pousse jusqu'au dessous d'une grande cellule qui est le sac embryonnaire. La figure 2 de la même planche représente ce sac embryonnaire avec le sommet du tube pollinique qui se trouve au-dessous, à un plus fort grossissement.

La petite esquisse de la figure 1, Pl. XXIV, peut servir à donner une idée générale du parcours du tube pollinique dans le nucelle. La partie de celui-ci laissée en blanc comprend la région sporogène avec son „pédicelle” (comp. le paragraphe



précédent); *ch.* indique la chalaze et *t. p.* le tube pollinique, teinté en rouge, qui s'avance jusque sur le sac embryonnaire, dont on reconnaît l'oosphère.

La figure 3a de la planche XXIV provient d'une section longitudinale, analogue à celle de la figure 1, Planche XXII; seulement, le grossissement étant plus fort, elle n'a été représentée qu'en partie; *n.* indique le nucelle et *t. p.* le tube pollinique. Celui-ci produit quelques courtes branches et entre ensuite dans le nucelle, où il pousse jusque sur le sac embryonnaire, à quelque distance de l'appareil sexuel qui se compose de deux cellules, dont celle à membrane plus épaisse est l'oosphère. La figure 2 de la même planche représente, au contraire, la partie supérieure d'un nucelle dans lequel le tube pollinique vient de pénétrer; s'insinuant entre plusieurs macrospores stériles, il a poussé jusqu'au-dessous du petit sac embryonnaire. Dans ce cas-ci le sommet du tube pollinique, en apparence tout près de l'appareil sexuel, occupait en réalité un niveau beaucoup plus bas.

Orientés comme nous le sommes maintenant, il n'y aura plus de difficulté à comprendre les figures de la planche XXIII.

Dans la figure 1 de cette planche on voit, en section longitudinale, l'extrémité inférieure du cylindre styloïde (*c. st.*), traversé par le mince tube pollinique (*t. p.*) solitaire; la partie inférieure du tube, libre dans le dessin, se trouvait en réalité dans le „pont" qui relie l'ovule à la paroi de l'ovaire. Les figures 2 et 3 montrent des tubes polliniques traversant les tissus le long du nucelle, pour se diriger, en bas, vers la chalaze. Dans les cas des figures 1, Pl. XXII et 3a, Pl. XXIV nous avons vu que le tube pollinique produit, dans la région chala-zienne, quelques courtes branches avant de pénétrer dans le nucelle<sup>1)</sup>. Souvent il n'y a qu'une de ces branches, mais celle-ci paraît constante ou peu s'en faut; c'est la petite branche en forme de crochet, qui se dirige vers le bas de l'ovule, en

---

1) Il arrive quelquefois, mais pas souvent, que le tube pollinique forme de courtes branches pendant son parcours entre le „pont" et la région chala-zienne.



sens opposé au tronçon principal du tube qui entre dans le nucelle (comp. les figures 1, Pl. XXII, 3a, Pl. XXIV, surtout 5 et 6 et aussi 4 et 7, Pl. XXIII). Je ne sais pas quelle fonction revient, à cette petite branche dont la présence est pour ainsi dire constante. Vu qu'elle s'avance jusque tout près de la surface de l'ovule, on pourrait penser à des fonctions respiratoires, mais peut-être joue-t-elle plutôt un rôle mécanique, ancrant solidement la base du tube pollinique avant que celui-ci entre dans le nucelle.

Le lecteur n'aura pas manqué de remarquer les lacunes qui se trouvent vers l'endroit où le tube pollinique entre dans le nucelle, dans les cas représentés par les figures 1, Pl. XXII et 3a, Pl. XXIV. Ces lacunes ne sont autres que des prolongements — des „queues” — de macrospores stériles, avancés jusque dans la région chalazienne, tel que nous l'avons décrit dans le paragraphe précédent.

*En effet, pour entrer dans la chalaze, le tube pollinique des Casuarina profite des queues de macrospores stériles qui ont miné la région chalazienne.* Le sommet du tube pénètre dans un de ces prolongements et trouve alors un canal tout préparé qui conduit, à travers la chalaze, dans l'intérieur du nucelle. Pendant sa marche dans le nucelle, le sommet du tube quitte de nouveau la macrospore stérile qui lui a servi de canal conducteur, pour aller s'appliquer contre la macrospore fertile: le sac embryonnaire. Il paraît qu'une fois arrivé dans le bas de l'ovule, le tube pollinique pénètre avec une grande rapidité dans le nucelle; ce qui, d'ailleurs, n'est pas étonnant, puisque l'entrée lui est rendue si facile. J'ai cependant réussi une fois à saisir le moment de l'entrée du sommet du tube dans le nucelle; la figure 4 de la Planche XXIII, rend la partie la plus essentielle de la préparation qui m'a fait faire cette observation. Le bas du nucelle est indiqué par *n*, le tube pollinique par *t. p.* et la région chalazienne par *ch.* Tandis que la branche d'en bas s'est bifurquée en deux crochets, le sommet du tube, entré dans la queue de la macrospore stérile *m*, vient de traverser la chalaze.

Le tube pollinique qui se fraye facilement une voie dans un tissu parenchymateux, comme celui du cylindre stylaire et de la partie de la région ovarienne qu'il traverse, éprouverait peut-être des difficultés à continuer sa marche en arrivant en bas au faisceau fibrovasculaire qui s'avance jusqu'au-dessous de la chalaze. Toute entrave de ce genre est enlevée par les queues de macrospores stériles, qui minent justement la région ovarienne dans cet endroit où le passage pourrait devenir difficile (comp. les figures 5, Pl. XIX et surtout 1, Pl. XX).

Avant de passer outre il reste deux points à signaler ici concernant le tube pollinique. D'abord, la production assez fréquente d'une courte branche tout près de la chalaze, *dans* le nucelle, ce que démontrent les figures 7, Pl. XXIII et 4, Pl. XXIV (branche *b.*). La signification de cette ramification que j'ai souvent vue m'échappe complètement.

La seconde chose à signaler est plus intéressante et en tout cas plus facile à expliquer; je veux parler du rétrécissement du tube pollinique que présentent, en dedans du nucelle, les cas des figures 1, Pl. XXII et 3*a*, 3*b* Pl. XXIV. Ce rétrécissement du tube pollinique au milieu du nucelle s'est présenté tôt ou tard dans tous les ovules que j'ai examinés; il amène une fermeture complète de la cavité du tube (fig. 3*a*, 3*b* Pl. XXIV) et sépare ainsi son sommet de toute la partie qui se trouve en arrière de l'endroit rétréci.

Nous allons voir bientôt que cet endroit ne tarde pas à s'effiler et qu'il s'y produit ensuite une rupture complète, à la suite de laquelle le sommet du tube devient entièrement libre. L'explication de ce phénomène me paraît aisée. En effet, le tube pollinique entré dans le nucelle, lorsque celui-ci est loin d'avoir ses dimensions définitives, se soude par son extrémité à un endroit quelconque de la membrane du jeune sac embryonnaire. Cette soudure faite, le nucelle et le sac embryonnaire vont subir une croissance considérable, par laquelle le sommet du tube est emmené vers le haut. Pour que ceci soit possible, il faut qu'il y ait en bas dans le tube une région présentant soit une notable croissance intercalaire, soit un étirement finissant

en rupture. C'est cette dernière alternative que choisit la plante. La partie du tube qui reste en arrière, isolée du sommet, renferme encore, après la rupture, un contenu très bien visible, devenu dorénavant inutile. Quelque chose d'analogue a été signalé par M. Strasburger dans des parties de tube pollinique isolées complètement du sommet par des bouchons de cellulose: „Oft nur sehr geringe doch manchmal auch noch ganz bedeutende Plasmamassen werden durch die sich bildende Wand abgeschnitten und weiterhin desorganisirt" <sup>1)</sup>.

La figure 1 de la Planche XXV, représente, à très faible grossissement, la partie inférieure d'une section longitudinale de la fleur femelle, peu après la pénétration du tube pollinique dans le nucelle. La couche de cellules à cristaux, schématisée, est indiquée par une teinte bleuâtre *cr.*; le nucelle *n.* est teinté en gris, à l'exception de la région sporogène; enfin, le tube pollinique, est indiqué — pour autant que j'ai pu le suivre dans la préparation — par une mince ligne rouge.

Le paragraphe précédent nous a déjà appris les deux choses suivantes, concernant le sac embryonnaire. D'abord, qu'il renferme — tout comme les macrospores stériles, d'ailleurs — un appareil sexuel, normalement composé de deux ou de trois cellules qui paraissent toujours provenir d'une seule cellule-mère. Ensuite, que les cellules qui composent cet appareil sexuel du jeune sac embryonnaire sont toujours revêtues de membranes de cellulose *avant* l'entrée du tube pollinique dans le nucelle. Ajoutons que des cellules de l'appareil sexuel c'est toujours l'oosphère qui a, dès le début, la membrane la plus épaisse (fig. 3, Pl. XXI, 5a, 5b, 6b, 8, Pl. XXV).

A ces deux égards, il y a de nouveau une notable différence à constater entre les *Casuarinées* et les autres Angiospermes.

Il est vrai que, dans des publications de date déjà ancienne, Hofmeister a décrit, pour plusieurs Angiospermes, la présence

---

1) Strasburger: Zellbild. und Zelltheil. III<sup>e</sup> Aufl. Jena 1880, p. 225.

de membranes cellulosiques autour des „vésicules embryonnaires”, avant la fécondation <sup>1)</sup>. Seulement, les investigations beaucoup plus minutieuses et détaillées faites plus tard, n'ont pas confirmé cette assertion, du moins quant à l'oosphère. Il y a plusieurs exemples de synergides entourées de membranes cellulosiques, mais pas un seul cas bien avéré d'une oosphère (de plante angiospermique) ayant une membrane de cellulose avant la fécondation. On considère même généralement l'apparition d'une membrane cellulösique comme un des caractères distinctifs entre l'oeuf et l'oosphère.

Ainsi, dans la deuxième édition du „Traité” de M. van Tieghem, la description de la fécondation dans les Angiospermes se termine par ces mots: „La fécondation est alors achevée et l'oeuf formé s'entoure aussitôt d'une membrane de cellulose” <sup>2)</sup>. Dans l'édition anglaise, la plus récente, du traité de M. Goebel, il est dit: „the oosphere..... appears to be invested with a cellwall as a result of impregnation” <sup>3)</sup>.

M. Strasburger qui a étudié en partie les mêmes plantes que Hofmeister, est arrivé au résultat que voici: „von dem Vorhandensein einer Zellstoffhaut um die unbefruchteten „Keimbläschen”, wie dieselbe von Hofmeister behauptet wird, habe ich mich weder bei Crocus noch in anderen Fällen überzeugen können” <sup>4)</sup>.

Enfin, dans la belle „Etude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation” de M. Guignard, travail fait avec une précision tout-à-fait remarquable, on trouve: „l'extrémité du tube se dirige sur l'oosphère, dont la membrane devient cellulösique après la pénétration du noyau mâle” <sup>5)</sup>.

1) Hofmeister: Neuere Beobacht. über Embryobildung der Phanerogamen, Pringsh. Jahrb. I, 1858, p. 178. — Neue Beitr. zur Kenntniss.

2) Ph. van Tieghem: Traité de Botanique, 2<sup>ème</sup> Edition, p. 904.

3) K. Goebel: Outlines of classification and special morphology of plants. Oxford, 1887, p. 392.

4) E. Strasburger: Ueber Befruchtung und Zelltheilung, 1878, p. 40, 41, voy. aussi à la page 64: »das Ei befruchtet, das heisst von einer Cellulose-membran umgeben”.

5) L. Guignard: Bulletin Soc. Bot. de France. T. XXXVI, 1890, p. CXXXIX.



Point n'est besoin d'augmenter le nombre de citations pour démontrer qu'en effet l'absence d'une membrane de cellulose autour de l'oosphère est une règle générale pour les Angiospermes.

L'exception à cette règle, que nous offrent les *Casuarinées*, est d'autant plus intéressante que leurs macrospores *stériles* sont presque toujours dépourvues de membranes cellulosiques autour des cellules de leur appareil sexuel.

Quant à l'origine et l'homologie des synergides, M. Strasburger s'est exprimé de la sorte: „Als Kanalzellen können die Gehülfinnen aber auch nicht gedeutet werden, denn abgesehen von der ganz verschiedenen Function, sehen wir auch dass dieselben nicht vom Ei abgegeben werden, vielmehr einem besonderen Theilungsschritte ihre Entstehung verdanken. Das Ei wird zugleich mit ihnen angelegt und der Schwesterkern des Eies geht nicht in die Bildung der Gehülfinnen ein" <sup>1)</sup>. M. Guignard émet le même avis: „les synergides, naissant en même temps que l'oosphère, ne peuvent pas être comparées aux cellules de canal des archégones; ce sont des cellules endospermiques, qui par une adaptation à une fonction nouvelle, ont acquis une forme et une place spéciales" <sup>2)</sup>.

La cellule ou les cellules se trouvant à côté de l'oosphère, chez les *Casuarinées* ont une toute autre origine que les synergides. Autant que j'ai pu voir, il se forme toujours au sommet des macrospores des *Casuarina*, une seule cellule qui est la cellule-mère de tout l'appareil sexuel. Aussi la comparaison des cellules accompagnant les oosphères de *Casuarina* avec des cellules de canal ou de col d'archégones n'est nullement hasardée; au contraire. Toutefois, pour ne pas empiéter sur la discussion théorique du paragraphe suivant, nous donnerons ici aux cellules qui se trouvent à côté des oosphères dans les *Casuarina*, le nom entièrement neutre de: „cellules voisines".

Dans la cavité du très jeune sac embryonnaire de la figure 6a, Pl. XXV il n'y avait encore qu'un seul noyau *n*; l'appareil

1) E. Strasburger: Ueb. Befrucht. und Zelltheil. 1878, p. 73.

2) L. Guignard: Recherches sur le sac embryonnaire, Ann. Sc. Nat. 6<sup>ième</sup> Série, Bot. T. XIII, 1882, p. 189.



sexuel (*o* indique partout l'oosphère) était distinct, tant avant (fig. 6*a*) qu'après (fig. 6*b*) le traitement par l'eau de Javelle. Dans le sac un peu plus âgé de la figure 5*a*, Pl. XXV (voy. le macrospore fertile *m*<sup>1</sup>) j'ai cru qu'il y avait déjà au-dessous du noyau *n* un second noyau, mais je n'ai pas réussi à m'en assurer positivement. En changeant un peu la position du sac, j'ai constaté, après le traitement par l'eau de Javelle, une cellule voisine (fig. 5*b*), qui auparavant n'était pas visible (fig. 5*a*).

Ces deux cas, des figures 5 et 6 de la planche XXV, démontrent que le jeune sac embryonnaire, bien que se distinguant le plus souvent, par sa forme plus raccourcie, de la majorité des macrospores stériles, présente parfois, et ces cas ne sont nullement rares (voy. aussi les fig. 10, Pl. XXV et 1, XXVII), un allongement bien prononcé.

Si dans le sac embryonnaire qui nous a fourni la figure 5*a* il restait des doutes sur le nombre des noyaux, il n'en était plus de même pour les sacs représentés par les figures 8 et 11*a* de la même planche. Dans les deux, le premier noyau de la cavité du sac a été remplacé par quatre noyaux, se trouvant tous en haut, dans le cas de la figure 8; deux en haut et deux en bas, dans le cas de la figure 11*a*<sup>1</sup>).

Les deux sacs embryonnaires représentés par ces figures viennent encore nous apprendre une déviation, chez les *Casuarinées*, du type normal des Angiospermes, je veux parler de l'absence d'*antipodes*. Jamais il ne se forme d'antipodes dans les *Casuarina* que j'ai étudiés; la grande majorité des figures des planches suivantes prouve la vérité de cette assertion<sup>2</sup>).

Les figures 7*a*, 7*b*, 9, 10 et 11*b* de la planche XXV, dans lesquelles le tube pollinique est teinté en rouge, peuvent servir, avec les figures des planches XXII et XXIV, à donner une

1) Je crois qu'il n'y a normalement qu'un seul noyau dans la cavité des macrospores stériles qui renferment en haut des appareils sexuels; toutefois il est si difficile de suivre en entier les longues queues de ces macrospores que je ne puis pas affirmer ce point avec toute l'exactitude voulue.

2) Bien que j'aie placé les cônes dans l'alcool presque absolu, celui-ci ne pénètre que lentement jusqu'aux ovules, ce qui fait que le protoplasma du sac subit une forte contraction au lieu d'être fixé tout de suite.

idée générale des rapports de position entre l'extrémité du tube pollinique et l'appareil sexuel. Toutefois, ces rapports sont d'une telle importance qu'on ne saurait se contenter d'une idée générale. Un examen minutieux de plusieurs cas spéciaux est indispensable.

Avant d'aller nous livrer à cet examen il me faut signaler encore un point de différence entre les *Casuarinées* et les autres Angiospermes, et même, comme on verra, un point d'importance cardinale.

Hofmeister a prétendu autrefois que l'endroit où l'extrémité du tube pollinique donne sur le sac embryonnaire, manquait d'importance pour la fécondation <sup>1)</sup>. Nous savons maintenant qu'il n'en est rien, et qu'au contraire, dans toutes les Angiospermes soigneusement étudiées <sup>2)</sup> il y a un endroit bien déterminé où il faut que le tube pollinique vienne s'appliquer contre le sac embryonnaire pour que la fécondation puisse s'effectuer; cet endroit c'est le point où est fixé l'appareil sexuel et plus particulièrement les synergides.

Eh bien, dans les *Casuarina* la soudure entre le sommet du tube pollinique et la membrane du sac embryonnaire ne se fait *jamais* dans l'endroit où est inséré l'appareil sexuel; et c'est ce que nous allons démontrer maintenant. Parfois l'extrémité du tube se trouve assez près de l'appareil sexuel, mais d'autres fois elle en est éloignée, à une grande distance. D'abord j'ai pensé que finalement, le sommet du tube arriverait pourtant, en rampant sur la surface du sac embryonnaire, au point où se fait la fécondation chez les autres Angiospermes. Mais, j'ai dû abandonner cette idée, et je dois réitérer que jamais le sommet du tube pollinique des *Casuarina* ne s'applique contre la membrane du sac embryonnaire au point où est fixé l'appareil sexuel. Il est vrai que cette partie de mes recherches, vu les grandes difficultés qu'elle m'a présentées, n'a porté que sur une

1) Hofmeister: Pringsh. Jahrb. I, 1858, p. 180.

2) L'exception trouvée une fois par M. Strasburger dans le *Ricinus communis* (Befrucht. und Zelltheil. 1878, p. 62) constituait probablement un cas tout-à-fait anormal ou pathologique.

seule espèce: le *Casuarina suberosa* Ott. et Dietr. Seulement, pour moi il est a priori exempt de doute qu'un phénomène aussi cardinal se passe, quant à l'essentiel, de la même manière dans toutes les espèces du genre.

Dans les figures 1 et 2 de la planche XXVI on voit appliqués en bas contre des sacs embryonnaires des tronçons terminaux de tubes polliniques; nous avons expliqué au commencement de ce paragraphe de quelle manière ces tronçons s'effilent et se détachent des parties des tubes qui se trouvent en arrière. Après avoir traité les coupes en entier par l'eau de Javelle, j'ai réussi à mettre en liberté les sacs embryonnaires de ces figures 1 et 2, avec leurs tubes polliniques. Cette mise en liberté était nécessaire pour ne pas laisser subsister de doutes sur l'endroit où les sommets des tubes étaient soudés aux membranes des sacs embryonnaires. En secouant et roulant de toutes les manières, sur le porte-objet, les sacs des figures 1 et 2, j'ai pu m'assurer que les tronçons de tube étaient fortement soudés aux membranes des sacs dans les endroits indiqués par mes dessins. Dans le cas de la figure 1 la soudure du sommet du tube s'est faite *presque diamétralement opposée à l'insertion de l'appareil sexuel*, et dans le cas de la figure 2 il en était de même ou peu s'en faut.

Dans les cas des figures 3 et 4*b* de la même planche, le sommet du tube pollinique s'était insinué entre la paroi du sac embryonnaire et les cellules adjacentes jusqu'à deux tiers, à-peu-près, de la hauteur du sac. Dans la figure 4*c*, dessinée à plus fort grossissement, on voit comment le sommet du tube est emprisonné entre les parois, du sac embryonnaire d'une part (*p. s.*) et d'une cellule adjacente d'autre part. Avant le traitement par l'eau de Javelle, je n'ai pu distinguer que deux noyaux dans la cavité du sac embryonnaire des figures 4 (voy. la fig. 4*a*), et l'oosphère paraissait ne pas être accompagnée de cellules voisines; ceci fut confirmé (fig. 4*b*) par l'examen de la préparation rendue transparente de la manière indiquée.

Dans la figure 6*b* on voit le tronçon de tube pollinique monté sur le sac embryonnaire, de nouveau jusque environ à deux tiers<sup>s</sup>

de la hauteur. Avant le traitement par l'eau de Javelle, ce sac embryonnaire offrait quatre noyaux dans sa cavité; c'est ce qu'on voit dans la figure 6a, prise du côté opposé et dans laquelle je n'ai pas représenté le tube pollinique se trouvant en-dessous.

Dans le cas des figures 5a et 5b il y avait un long tronçon de tube fortement appliqué contre un petit sac embryonnaire. C'est seulement au premier abord que le sommet du tube paraissait tout près de l'appareil sexuel; en réalité il occupait un niveau beaucoup plus bas, comme dans les cas des figures 2, Pl. XXIV et 10, Pl. XXV. Ce sac des figures 5 avec son tube pollinique était mis aussi entièrement en liberté, après le traitement par l'eau de Javelle.

Les cas des figures 7, 8 et 10 montrent quatre noyaux dans les cavités des sacs embryonnaires <sup>1)</sup>. Dans les figures 6a, 8 et 10 la petite „cellule voisine” a un aspect réfringent; après coloration par le vert de méthyle ces „cellules voisines” se trouvaient être presque entièrement occupées par leurs noyaux cellulaires, fait constaté souvent aussi pour les cellules de canal <sup>2)</sup>.

J'ai ajouté encore à la planche XXVI, la figure 9, dans laquelle il y a deux queues de macrospores stériles courant sur le sac embryonnaire *s. e.*, dont on reconnaît en haut l'appareil sexuel; je n'ai pas réussi à mettre en liberté ce sac, et dans la préparation il n'y avait pas moyen de bien distinguer un tronçon de tube pollinique, bien qu'il est presque certain qu'il fut présent. Dans de pareils cas ce sont les queues de macrospores stériles qui par leur forme allongée empêchent de bien reconnaître le tube pollinique.

Le fait que le sommet du tube pollinique ne se soude jamais à la membrane du sac embryonnaire au-dessus ou à côté de l'appareil sexuel, est de la plus grande importance par les

1) Le sac embryonnaire de la figure 7 est le même que celui représenté dans la figure 3 après le traitement par l'eau de Javelle.

2) Ainsi M. Strasburger a dit, à-propos de l'archégone de l'*Ephedra altissima*: „Die Kanalzelle wird fast vollständig von ihrem Zellkern ausgefüllt”; Zellbild. und Zelltheil., III<sup>e</sup> Aufl. 1880, p. 44.



conséquences qui en résultent concernant la marche de l'élément fécondateur, le noyau mâle, vers l'oosphère. Ceci étant évident, il me paraît absolument nécessaire de démontrer la vérité de la chose pour un assez grand nombre de sacs embryonnaires de forme et d'âge différents.

Le sac embryonnaire de la figure 1*a*, Planche XXVII, retiré d'une coupe à l'aide d'aiguilles, se trouvait en liberté; seulement la cellule *m*, adhérent fortement au sommet du sac avait été enlevée en même temps. On reconnaît dans le protoplasma du sac trois noyaux, et en haut un appareil sexuel, composé de l'oosphère *o* et d'une „cellule-voisine” à contenu luisant. Pour rendre plus distinct le tube pollinique, qui n'est pas représenté dans la figure 1*a*, j'ai appliqué, comme de coutume, le traitement par l'eau de Javelle. On en voit d'abord le résultat dans la figure 1*b*, où le sac a à-peu-près la même position que dans la figure 1*a*. On voit le tube pollinique, étroitement appliqué contre la surface du sac, avancer son sommet jusque dans l'angle entre la cellule *m*, et le sac embryonnaire, et s'arrêter là à quelque distance de l'appareil sexuel. Maintenant, dans les figures 1*b* à 1*h* j'ai représenté, dans sept positions différentes, le sac embryonnaire la cellule *m*, (qui se trouve être une macrospore stérile à queue; fig. 1*d*, 1*e*) et le tube pollinique, rendus transparents. L'inspection de ces figures enlevant toute idée d'erreur, ne manquera pas de convaincre le lecteur que le sommet du tube donne contre la macrospore stérile et ne s'avance pas jusqu'à l'appareil sexuel. Ainsi, bien que dans ce cas-ci le sommet du tube pollinique ne se trouve pas à une grande distance de la place où est inséré l'appareil sexuel, tout passage direct de l'élément fécondateur dans l'oosphère ou dans la „cellule voisine” était impossible. Nous avons déjà vu dans dans les cas de la Planche XXVI que souvent — et je puis ajouter maintenant, le plus souvent — la distance qui sépare le sommet du tube de l'insertion de l'appareil sexuel est beaucoup plus grande et par conséquent un passage direct du noyau mâle dans l'appareil sexuel femelle, encore beaucoup moins possible.



Le sac embryonnaire qui a fourni les figures 2*a* et 2*b* de la planche XXVII, avant et après le traitement par l'eau de Javelle, était un peu plus âgé. Il renfermait six noyaux et une oosphère sans cellule voisine. Le tronçon de tube pollinique *t. p.* indiqué par une ligne pointillée dans la fig. 2*a*, se trouvait un peu au-dessous du sac. Aussi pour mieux reconnaître sa forme, ai-je dû exercer une légère pression sur la préparation : pression à laquelle est due la déformation du sac qu'offre la figure 2*b*.

Le sac embryonnaire continue à s'accroître et à mesure que cette croissance se fait, le nombre des noyaux dans sa cavité augmente, tandis que l'appareil sexuel reste toujours dans le même état.

Dans le sac représenté par la figure 3 il y avait huit noyaux, et dans celui, beaucoup plus âgé, de la figure 4 un très grand nombre, dont quelques-uns seulement sont représentés dans l'esquisse figurée.

La figure 5 de notre planche XXVII provient d'un sac embryonnaire de grandeur moyenne, contenant peut-être une vingtaine de noyaux. La préparation avait été traitée, d'abord par l'hydrate de chloral et ensuite par l'eau de Javelle. Ce double traitement avait amené un résultat surprenant, en tant que toutes les membranes cellulaires du nucelle avaient pris une teinte griseâtre, aussi celles du sac embryonnaire *s. e.* et de l'oosphère *o*, tandis que le sommet du tube pollinique *t. p.* se détachait avec une parfaite netteté, par la couleur foncée de sa membrane. Dans d'autres cas j'ai eu de même de bons résultats en combinant le traitement par l'hydrate de chloral à celui par l'eau de Javelle, mais jamais je n'ai eu autant de succès que dans le cas de la figure 5.

Dans le cas de la figure 1, Pl. XXVIII j'ai pu compter douze noyaux dans le sac embryonnaire; à dessein le protoplasma n'a pas été représenté dans cette figure. Il en est de même pour la figure 2*b*, faite d'après une préparation dans laquelle le sac embryonnaire renfermait un nombre considérable de noyaux. Enfin, dans la figure 3, Pl. XXVIII où l'on ne voit que les

noyaux supérieurs de la masse protoplasmique contractée, il est clair qu'ils sont nombreux.

Maintenant, si l'on examine les appareils sexuels dans ces trois figures, on constatera de nouveau que, malgré la croissance considérable du sac embryonnaire et l'augmentation de ses noyaux, l'oosphère conserve le même aspect et sensiblement les mêmes dimensions.

La même chose se voit dans les cas des figures 6 et 4. Cette dernière figure a, d'ailleurs, été reproduite en premier lieu dans un autre but, savoir de démontrer que parfois le tronçon de tube pollinique soudé à la membrane du sac embryonnaire, est contraint, à la suite de la croissance du sac, à se diviser de nouveau en deux tronçons secondaires. De pareils cas ne se présentent cependant pas très souvent (voy. aussi la fig. 3a, Pl. XXIX).

Jusqu'ici il n'a pas été question du contenu du tronçon de tube pollinique appliqué contre le sac embryonnaire et cela parce qu'il fallait en premier lieu s'adresser à des préparations rendues transparentes, pour bien faire ressortir les positions relatives du sommet du tube et de l'appareil sexuel. Malheureusement, les données que je puis fournir sur le contenu du tronçon terminal du tube soudé à la membrane du sac, sont incomplètes, notamment quant à la présence de noyaux cellulaires. Aux difficultés qu'on éprouve souvent à reconnaître des noyaux dans des sommets de tubes polliniques <sup>1)</sup>, s'ajoute encore ici l'inconvénient de la contraction du protoplasma, causée par l'alcool qui ne pénètre que lentement dans la région ovarienne. D'autre part, il faut avouer que cette contraction n'est pas sans avoir du bon parce que, agissant fortement sur le contenu du sac embryonnaire, elle fait beaucoup mieux ressortir le tube pollinique soudé à sa surface. Ainsi, la figure 2a représente un sac embryonnaire avec son tube pollinique mis en liberté, et je dirai tout-de-suite que j'ai plusieurs fois obtenu

---

1) Strasburger: Neue Unters. ueb. den Befruchtungsvorhang bei den Phanerogamen. 1884, p. 70.

de pareilles préparations, bien que rarement aussi élégantes que celle-ci. Il est clair que sans contraction aucune, on aurait plus de difficulté à bien voir le contenu du tube, parce qu'il ne se détacherait que très peu sur le protoplasma du sac embryonnaire.

Dans la figure 2*b* (Pl. XXVIII) j'ai représenté à plus fort grossissement une partie de la préparation de la figure 2*a* en ne figurant qu'un petit nombre des noyaux du sac. Le contenu protoplasmique du tube se distingue avec la plus grande netteté; je crois qu'il y avait au sommet un noyau cellulaire, mais je ne puis *pas* l'affirmer positivement, malgré l'emploi de matières colorantes.

Le cas des figures 9*a* et 9*b* ressemble beaucoup à celui des figures 2*a* et 2*b*, à cette différence près que le contenu du tube pollinique n'est pas aussi distinct.

Le tronçon de tube pollinique, représenté en deux positions différentes dans les figures 8*a* et 8*b*, avait été mis en liberté, muni seulement d'un tout petit fragment de la membrane du sac embryonnaire, à laquelle il était soudé (*m. s.*, fig. 8*a*). De pareilles préparations présentent l'avantage, de pouvoir rouler le tronçon de tube pendant l'examen au microscope, et étudier ainsi le tube et son contenu de différents côtés. Elles sont difficiles à obtenir, parce que généralement il reste un trop grand lambeau de membrane du sac attaché au tronçon pour pouvoir le rouler. Il était d'autant plus à regretter que dans le cas des figures 8*a* et 8*b* la forte contraction, ne permettait de nouveau pas de bien étudier le contenu protoplasmique du tube. Cette fois encore il me semblait qu'il se trouvait un noyau vers son extrémité, mais je suis obligé de réitérer que je ne puis pas le dire avec certitude.

Dans le sommet de tube de la figure 7, retiré du milieu d'un nucelle, il ne s'était produit, par hasard, presque pas de contraction. Aussi ai-je pu constater dans ce cas-ci en me servant du „vert de iode", sans crainte d'erreur, un noyau cellulaire vers *n*, tandis qu'il y en avait probablement encore un autre un peu plus haut dans le tube. Seulement, par malheur,

il ne se trouvait plus le moindre fragment de membrane de sac attaché au tronçon de tube de cette figure 7, de sorte qu'il était impossible de dire positivement qu'il avait été soudé à un sac embryonnaire.

On n'aura pas été sans remarquer l'épaisseur que présente généralement la paroi du tube. Elle ne provient pas, dans les cas dont nous venons de parler, d'un gonflement causé par des réactifs employés pendant la préparation; c'est ce que je crois pouvoir affirmer.

Résumons nos observations sur le contenu des sommets de tubes polliniques appliqués contre les sacs embryonnaires. *Ils contiennent un protoplasma généralement bien distinct*; quant aux noyaux cellulaires, leur présence est très probable mais non constatée avec toute la certitude nécessaire.

Les figures 1 et 2a et 2b (avant et après traitement par l'eau de Javelle) ont été fournies par de très grands sacs embryonnaires. Le cas des figures 2a et 2b est, de tout ceux que j'ai examinés, celui où le sommet du tube se trouvait le plus près de l'insertion de l'appareil sexuel. Souvent il semble, au premier abord, que le sommet du tube, entré dans le sac embryonnaire, est appliqué en dedans contre la paroi. En réalité ceci n'est *jamaïs* le cas; le tube n'entre *pas* dans le sac embryonnaire.

Nous avons vu plus haut que les tubes polliniques des *Casuarina* ont une tendance très marquée à produire des branches, et que celles-ci sont même produites normalement dans la région chalazienne. Une fois cette région passée, il est rare que le tube forme des branches au beau milieu du nucelle. Cependant j'ai pu réunir et figurer quelques cas de ce genre, parmi lesquels il y en a un auquel j'attache une grande importance théorique.

Le premier de ces cas est représenté dans la figure 3a, Pl. XXIX. Le sommet du tube  $t^1$  divisé en deux tronçons, par étirement, se trouve sur le haut du sac, tandis que l'on voit en bas encore le sommet d'une branche  $t^2$ . Ces deux sommets sont reproduits, à plus fort grossissement, dans les figures 3b



et 3c. Le sommet  $t^1$  présentait l'aspect strié et la couleur peu prononcée, qu'offrent généralement les tubes morts.

Dans le second exemple (fig. 4a et 4b) nous avons au contraire affaire à un très jeune sac embryonnaire. L'une des *trois* branches du tube se trouve à côté du sac, à certaine distance; la seconde est montée avec son extrémité sur le sac et la troisième se trouve au-dessous du sac probablement appliquée contre celui-ci.

Le troisième cas, qui a fourni les figures 5a, 5b et 5c de la même planche, mérite que nous nous y arrêtions plus longtemps. La coupe menée par le nucelle de la figure 5a, est axile en bas mais non en haut, où elle a passé à côté du sommet, ce qui explique pourquoi on ne voit pas bien la limite supérieure du sac embryonnaire. En entamant celui-ci avec le rasoir, j'ai enlevé en même temps, bien sans le vouloir, tout son contenu protoplasmique, que je n'ai pas pu retrouver.

D'après les dimensions du sac il aura dû contenir environ une cinquantaine de noyaux. Déjà avant d'avoir rendu la préparation transparente (avec l'eau de Javelle), il me semblait voir un tube pollinique divisé en trois branches, dont aucune ne touchait à la paroi du sac.

Après avoir opéré le traitement par l'eau de Javelle, il s'est trouvé que je ne m'étais pas trompé, témoin les figures 5a et, surtout, 5b et 5c. La division du tronçon de tube pollinique (*t. p.* fig. 5b) en trois branches, sautait immédiatement aux yeux. Mais, de même il était exempt de doute qu'aucune de ces trois branches du tube ne touchât à la membrane du sac embryonnaire (*m. s.*). Ceci ressort, sans commentaire aucun, de l'inspection des figures 5b et 5c; tout ce qu'il faut savoir pour les comprendre c'est que dans 5b la mise à point a été sur la branche d'en haut et dans 5c sur la branche qui se trouve le plus en bas.

*Puisque aucune des trois branches du tube pollinique ne touche au sac embryonnaire, le développement que celui-ci a pris a dû se faire sans influence directe du tube pollinique, à moins qu'on ne veuille admettre une influence directe se manifestant à distance. C'est*



pourquoi ce cas dont nous venons de parler, me semble mériter beaucoup d'intérêt.

On voit dans les figures 5*a* et 5*b* l'oosphère *o.* insérée très bas dans le sac embryonnaire. Plusieurs fois j'ai rencontré des appareils sexuels insérés à une assez grande distance du sommet du sac, et parfois descendus même très bas (fig. 6*a*, 6*b*, Pl. XXIX). Il n'y a pas de quoi s'en étonner, parce que la place qu'occupe l'appareil sexuel, dans le sac embryonnaire, n'a probablement pas ou très peu d'importance.

S'il est vrai que le tronçon de tube pollinique, appliqué contre la surface du nucelle, n'est nullement un organe mort, vide et aplati, en train d'être résorbé, il faut qu'on le retrouve facilement sur une coupe transversale de l'ovule. C'est ce qui m'a réussi aussi du premier coup.

Les figures 1*a* et 1*b* — à moitié schématiques — de la planche XXX, représentent deux coupes transversales menées, à deux niveaux différents, par la région ovarienne de la même fleur.

La couche externe renfermant les trachéides, est teintée en lilas (*tr.*), tandis que la couche de cristaux constituant l'enveloppe spéciale de la cavité ovarienne que nous avons appris à connaître est indiquée par une teinte bleuâtre (*cr.*). La coupe 1*a* menée le plus en bas, a passé aussi par l'ovule stérile, la coupe 1*b* n'a passé que par l'ovule fertile. Le nucelle de l'ovule fertile est indiqué par *n.*, et celui de l'ovule stérile (fig. 1*a*) par *n*<sup>1</sup>; *s. e.* indique le sac embryonnaire et *t. p.* le tube pollinique teinté en rouge.

Dans les figures 1*c* et 1*d* j'ai représenté à un grossissement beaucoup plus fort les parties des deux figures précédentes qui renferment le sac embryonnaire et le tube pollinique. On voit qu'en bas (fig. 1*c*) le tube (*t. p.*) ne touche pas au sac embryonnaire (*s. e.*), tandis qu'en haut (fig. 1*d*) il est fortement appliqué contre la membrane du sac. Dans la figure 1*c* on voit le tube et la partie de la membrane du sac à laquelle il est sondé, plus grossis encore. Il me restait bien peu de doutes sur la justesse de l'interprétation, d'après laquelle la cellule indiquée *t. p.* fut en réalité un tube pollinique en section trans-

versale; d'autant plus qu'en changeant la mise à point je croyais reconnaître même le sommet du tube. Pour lever toute incertitude, j'ai finalement appliqué une forte pression sur la coupe assez épaisse de figures 1*b*, 1*d*, 1*e*; et en effet, il s'est trouvé alors (fig. 1*f*) que j'avais affaire au sommet du tube pollinique.

Avant de nous occuper des changements dont le sac embryonnaire devient le théâtre, lorsque l'embryon va faire son apparition, il faut revenir un instant encore à l'appareil sexuel.

Si l'on nomme adulte le sac embryonnaire arrivé aux dimensions qu'il conserve jusqu'à l'apparition de l'embryon, celui de la figure 3*a*, Planche XXX mérite ce nom. Dans la figure 3*b* j'ai reproduit à un grossissement de 285 diamètres l'appareil sexuel de ce sac. Si l'on compare maintenant cette figure 3*b* de la Pl. XXX aux figures: 3*a*, Pl. XXIV; 5*a* et 5*b* Pl. XXV; 1, Pl. XXVI; 10, Pl. XXVI; 2*a*, 3, Pl. XXVII, on n'aura pas de peine à se convaincre que pendant tout le développement du sac embryonnaire jusqu'au stade que nous venons de nommer adulte, l'appareil sexuel ne change sensiblement ni d'aspect ni de dimensions. Ces figures auxquelles je prie le lecteur de comparer notre figure 3*b*, Pl. XXX, sont toutes dessinées aussi à un grossissement de 285 diamètres.

Les figures 4 à 8 de la Pl. XXX fournies par des sacs embryonnaires adultes ou âgés, et dessinées encore au même grossissement, peuvent servir tout aussi bien que la figure 3*b* à la comparaison que nous venons d'établir. Les figures 9 et 10 de la même planche ne sont reproduites qu'à un grossissement de 235 diamètres, tandis que celui des figures 11*a* et 11*b* est de 400 diamètres.

L'ensemble de ces figures 3 à 10 prête aux observations suivantes, qui viennent confirmer ce qui a été dit, concernant l'appareil sexuel, en différents endroits de ce paragraphe. L'oo-sphère peut être seule (fig. 11*a*, 11*b*) ou bien accompagnée d'une (fig. 3*b*, 4, 8) ou de deux (fig. 5, 6, 7, 9 et 10) „cellules voisines." Celles-ci sont souvent très petites (fig. 3*b*, 5, 6, 8) et entièrement occupées par leurs noyaux, comme des cellules de

canal, ce qu'une coloration par le vert de méthyle fait voir aisément. Dans le cas représenté par la figure 10, une des cellules voisines est petite, tandis que l'autre ressemble plus à l'oosphère.

La position des cellules voisines par rapport à l'oosphère est très variable. Le cas le plus curieux et le plus intéressant que j'ai vu est celui de la figure 9, où les deux cellules voisines surmontent l'oosphère.

Nous avons vu que pendant le développement du sac embryonnaire le nombre de noyaux cellulaires augmente constamment. Aussi, arrivé au stade adulte (voy. par exemple le cas des fig. 2*a* et 2*b*, Pl. XXX) le sac en contient un grand nombre; seulement, ils ne sont pas également bien visibles dans toutes les parties du protoplasma du sac.

L'esquisse de la figure 2*b* représente les contours du protoplasma contracté du sac de la figure 2*a*; en haut, vers  $\alpha$ , il y a un protoplasma dense dans lequel on ne reconnaît que difficilement les noyaux. Vers le milieu du sac ils occupent une épaisse couche pariétale de protoplasma; enfin en bas ils occupent les angles que laissent entre elles de grandes et nombreuses vacuoles. C'est dans le protoplasma dense au sommet du sac que les premières *cellules* endospermiques se constituent autour des noyaux (fig. 1, 2, 3, Pl. XXXI). Ce tissu de cellules endospermiques augmente dans la partie supérieure du sac, (fig. 4*a*, 5*a*, 6) pendant que vers le milieu et en bas le protoplasma n'est pas encore différencié en cellules (fig. 4*a*). La différenciation et l'augmentation de cellules endospermiques descendent petit-à-petit vers le bas du sac embryonnaire, qui finit par être complètement rempli par un endosperme solide.

Peu de temps après l'apparition des premières cellules endospermiques dans le haut du sac, l'embryon signale sa présence. Ainsi, le plus jeune embryon que j'aie vu, celui de la figure 5*c*, Pl. XXXI, provenait du sac de la figure 5*a*; il était sur le point de se diviser en deux cellules. L'embryon à quatre cellules de la figure 4*b*, est fourni par le sac de la figure 4*a*.

Si, à chaque nouvelle phase de l'évolution des ovules des *Casuarina*, nous avons eu à signaler les différences les plus inattendues et essentielles entre eux et les autres Angiospermes, il n'en est pas ainsi pour le développement de l'embryon. Au contraire, l'embryogénie se fait chez les *Casuarina* comme dans une plante dicotylédonée quelconque. L'embryon attaché à un court suspenseur, m'a paru ne présenter rien de particulier dans son développement. Aussi il suffira de renvoyer aux figures 7 à 18 de la planche XXXI, qui sont intelligibles sans aucune explication.

Plus haut j'ai dit, avoir cru d'abord que le tronçon de tube pollinique appliqué contre le sac embryonnaire finirait toujours par pousser son extrémité jusqu'au-dessus du point d'insertion de l'appareil sexuel, mais que j'ai complètement dû abandonner cette idée plus tard. En effet, nous venons de voir dans ce paragraphe, que pendant le développement du sac embryonnaire, le tronçon de tube pollinique soudé à sa surface n'occupe aucunement une place fixe et déterminée. Au contraire, l'extrémité du tube pollinique était tantôt appliquée contre la base du sac, tantôt elle se trouvait à un niveau plus ou moins haut sur le pourtour du sac, et parfois aussi, assez près de l'appareil sexuel; mais jamais, nous l'avons vu, le sommet du tronçon ne se porte au-dessus de l'appareil sexuel. Eh bien, il en est de même pour les sacs embryonnaires adultes.

Il n'est pas difficile de retrouver les tronçons de tubes polliniques sur des sacs embryonnaires où la formation de cellules endospermiques a déjà commencé dans le haut, témoin les figures 2, 3 et 5a de la planche XXXI. Même dans le cas de la figure 6 on reconnaît encore, à travers un assez grand massif de cellules endospermiques, un dernier reste du tube pollinique (teinté en rouge) appliqué contre le surface du sac. Mais, pas plus que chez les sacs embryonnaires plus jeunes, le sommet du tube pollinique ne s'avance chez les sacs embryonnaires adultes, jusqu'au-dessus de l'appareil sexuel (fig. 2, 3, 5a, 6, Pl. XXXI; fig. 2a, Pl. XXX; fig. 5a, Pl. XXVIII). Pas une seule fois je n'ai vu le sommet du tube occuper cette position sur



un sac adulte; au contraire il est souvent à une très grande distance de l'endroit où se trouve — ou bien, où se trouvait — l'appareil sexuel (fig. 5a, Pl. XXXI).

Aussi, pouvons-nous clore cette partie de notre paragraphe, en réitérant, après avoir fourni toutes les preuves nécessaires à l'appui de cette assertion, que *jamais le sommet du tube pollinique des Casuarina dans aucun stade de l'évolution du sac embryonnaire — ne se trouve appliqué contre la surface du sac au dessus de l'endroit où est inséré l'appareil sexuel.*

Le lecteur qui a eu la patience de suivre jusqu'ici l'exposé de mes recherches, n'aura pas manqué d'observer que je n'ai rien dit de la fécondation, c'est-à-dire de la pénétration du noyau mâle dans l'oosphère. Mais, pour peu que j'aie réussi à lui donner une bonne idée de l'ensemble de ces investigations, il aura compris l'extrême difficulté qu'il y a chez les *Casuarina*, de constater l'entrée de l'élément mâle dans l'oosphère.

Aussi bien dois-je commencer par avouer ne pas être à même d'indiquer le moment précis de la fécondation. N'ayant pas vu le noyau mâle pénétrer dans l'oosphère, je n'ai pu que déterminer ce moment d'une façon approximative.

Dans les autres Angiospermes il y a un moyen bien simple pour s'assurer si la fécondation a eu lieu oui ou non. Il n'y a pour cela qu'à constater l'apparition d'une membrane cellulosique autour de l'oosphère.

Contrairement à l'opinion émise autrefois par Hofmeister, nous savons maintenant grâce aux beaux travaux de M. Strasburger et de M. Guignard, que l'oosphère des Angiospermes ne se recouvre d'une membrane cellulosique qu'*après* la fécondation.

Seulement, à cet égard, comme à tant d'autres, les *Casuarina* font exception et chez eux ce critérium aussi simple qu'efficace reste sans application. Nous avons vu, en effet, que dès sa naissance, l'oosphère des *Casuarina* est munie d'une membrane de cellulose qui apparaît à un moment où le tube pollinique n'est pas même entré dans le nucelle et où, par conséquent, il ne peut pas encore être question de fécondation.



Un autre critérium indirect nous échappe aussi. Dans les Angiospermes soigneusement étudiées à cet égard, les synergides ont généralement un tout autre aspect après qu'avant la fécondation, et souvent l'oosphère devenue oeuf s'allonge considérablement avant d'aller présenter le premier cloisonnement.

Dans nos *Casuarina* l'appareil sexuel conserve sensiblement le même aspect et les mêmes dimensions, depuis le moment de sa naissance jusqu'à celui où l'oosphère, s'apprêtant à sa première division, prouve par là qu'elle a été fécondée.

Si nous ne pouvons pas indiquer le moment précis de l'entrée du noyau mâle dans l'oosphère, mes recherches sur le *Casuarina suberosa* nous ont conduit, en revanche, à la connaissance des faits aussi importants qu'inattendus que voici :

*Quel que soit dans les Casuarina le moment de la fécondation, il faut : 1°. que le noyau mâle, traversant et la membrane du tube pollinique et celle du sac embryonnaire, entre dans la cavité du sac embryonnaire; 2°. que le noyau mâle traverse une partie plus ou moins grande de cette cavité; 3°. que ce noyau pénètre dans l'oosphère par en bas.*

Tout ceci résulte d'une façon inévitable de ce que nous avons dit des rapports de position entre l'appareil sexuel d'une part et l'extrémité du tube pollinique d'autre part. S'il se trouve possible de vaincre les difficultés presque insurmontables que présente chez les *Casuarina* l'investigation détaillée des phénomènes de la fécondation, de nouvelles recherches devront nous apprendre quelle est la marche suivie par le noyau mâle dans le sac embryonnaire. Nous sommes ici en présence de deux possibilités. Ou bien le noyau mâle reste dans la couche de protoplasma qui tapisse la paroi du sac, et se dirige lentement vers l'oosphère. Ou bien ce noyau, entrant dans la grande „vacuole centrale" du sac, se dirige dans ce milieu aqueux vers l'oosphère; il se pourrait même que dans ce cas-ci il fut muni d'un organe de locomotion quelconque, à l'instar des anthérozoïdes. Certes, dans cette alternative le premier terme est de beaucoup le plus probable. Toutefois, on n'a pas le droit de dire que le second soit impossible; d'autant moins que les

*Casuarinées* se trouvent constituer, sans' contredit, un type tout-à-fait à part, en vertu de quoi il faut s'attendre à tout, chez ces curieux végétaux.

Dans l'impossibilité d'indiquer exactement le moment de la fécondation, il faut se contenter de probabilités.

Or, il me paraît bien peu probable que la fécondation se fasse immédiatement après la soudure du sommet du tube pollinique à la membrane du sac embryonnaire. Tout me porte à croire, au contraire, que la fécondation n'a lieu que beaucoup plus tard, un instant avant que les premières cellules endospermiques apparaissent dans le haut du sac „adulte” <sup>1)</sup>.

A l'appui de cette opinion je puis avancer les arguments suivants, de valeur inégale.

D'abord, quant au tube pollinique.

En premier lieu, il est incompréhensible pourquoi le sac embryonnaire emmènerait avec lui pendant sa croissance, le tronçon terminal du tube pollinique, si la fécondation a déjà eu lieu auparavant. En général le tube pollinique meurt et est résorbé très peu de temps après la fécondation. Il est vrai que l'on connaît des cas, où le tube pollinique entré dans le micropyle reste pendant quelque temps en vie encore après avoir opéré la fécondation, et cela pour aider à la nutrition de l'embryon. Mais je ne vois pas quelle fonction accessoire on pourrait attribuer au tube pollinique chez les *Casuarina*, après la fécondation.

En second lieu, l'aspect des tronçons de tube pollinique, soudés aux sacs embryonnaires n'est, en général, pas le même si l'on examine des sacs adultes ou presque adultes, ou bien des sacs en voie de croissance. Chez les derniers nous avons trouvé un contenu protoplasmique bien distinct, dans lequel il nous a semblé parfois reconnaître un noyau cellulaire. Sur les sacs adultes ou presque adultes le tronçon de tube a généralement un aspect tout différent; il a une teinte griseâtre, paraît strié et presque homogène, sans qu'on reconnaisse bien le protoplasma. C'était le cas, par exemple, pour les tubes représentés dans les figures 2a et 2d,

---

1) J'ai nommé plus haut „adulte” le sac embryonnaire qui a atteint les dimensions qu'il a au moment de l'apparition des premières cellules endospermiques.

Pl. XXX et 5a, Pl. XXVIII. Mais, pour bien établir la différence, il faut comparer les tubes sur des sacs où la fécondation a, en tout cas, eu lieu, à ceux sur des sacs où — d'après ma manière de voir — la fécondation doit encore se faire. Je prierai, aussi, le lecteur de vouloir bien comparer les tubes polliniques représentés dans les figures 2, 3 et 5b de la Pl. XXXI, au tronçon appliqué contre le sac embryonnaire de la figure 2b Pl. XXVIII. La seule manière plausible je crois d'expliquer ces différences, est d'admettre que le tronçon de tube qui accompagne le sac non-adulte pendant sa croissance, n'a pas encore fonctionné.

Voyons maintenant quels sont les arguments que nous fournit l'appareil sexuel.

Le fait que l'appareil sexuel ne présente aucun changement notable, depuis le moment de sa naissance jusqu'à l'époque où l'oosphère va subir son premier cloisonnement, ne prouve certainement pas que pendant ce temps la fécondation n'a pas pu avoir lieu. Elle a pu se faire sans être remarquée, à cause de l'absence de tout critérium indirect. Seulement, il est plus probable que la fécondation n'a lieu qu'un instant avant qu'elle se traduise par le premier cloisonnement de l'oeuf. On ne voit absolument pas à quoi servirait ce long temps d'arrêt avant que l'oosphère se divise, si elle était fécondée dès l'arrivée du tube pollinique au sac embryonnaire. Il est vrai que dans des plantes étudiées en Europe, on a constaté plusieurs fois un temps d'arrêt considérable entre la fécondation et la première division de l'oeuf. Mais dans ces cas les conditions climatologiques, ou, pour mieux s'exprimer, la succession de saisons très différentes, paraissent être les causes déterminantes ou, en tout cas, principales. Citons un seul exemple. Dans le *Colchicum autumnale*, l'oeuf reste indivis pendant huit mois (de la mi-Septembre jusqu'à la mi-Mai) „durch die zwischen das Eintreffen des Pollenschlauches und die Weiterentwicklung des befruchteten Keimbläschens fallende Winterruhe" <sup>1)</sup>. Des causes déterminan-

1) Hofmeister: Neue Beitr. zur Kenntniss der Embryobild. der Phanerog. (Abh. K. Sächs. Gesellsch. der Wiss. Bd. XVII, Leipzig 1861, p. 697).

tes externes de cette nature ne sont guère probables pour les *Casuarinées*, famille de plantes subtropicales ou tropicales.

Quelques fois j'ai constaté dans des sacs embryonnaires adultes, chez lesquels selon ma manière de voir la fécondation était sur le point de s'effectuer ou bien où elle venait d'avoir lieu, un endroit en bas dans l'oosphère où sa membrane s'était *considérablement amincie*. Je prierai le lecteur de vouloir comparer à cet égard les figures 5*b*. Pl. XXVIII, 2*c*. Pl. XXX et 1. Pl. XXXI, dans lesquelles la place mince en question est indiquée par un astérisque. Une fois j'ai vu une oosphère, représentée dans les figures 11*a* et 11*b* Pl. XXX, dans laquelle l'endroit aminci en bas dans la membrane était non seulement bien circonscrit mais aussi produit de manière à former, ou du moins à simuler, un petit tuyau, lequel, avant le traitement par l'eau de Javelle (fig. 11*a*), faisait quelque peu l'effet d'être ouvert; bien entendu, ne puis-je pas affirmer positivement ce dernier point. Après le traitement par l'eau de Javelle, la membrane de l'oosphère avait subi un fort épaissement, malgré lequel il était resté en bas un endroit très mince (fig. 11*b*).

Bien que je ne veuille pas exagérer l'importance de ces observations citées en dernier lieu, on avouera que la présence, plusieurs fois constatée, d'un endroit aminci dans la membrane de l'oosphère justement dans l'endroit et à l'époque où suivant moi la fécondation a lieu, semble être en rapport avec l'accomplissement de l'acte fécondateur, et vient à l'appui de ma manière de voir. En dernier lieu, il est peut-être permis de rappeler ici le cas anormal de la figure 5*a* Pl. XXIX dont il a déjà été question plus haut. Dans ce cas-ci le sac embryonnaire avait pris un développement considérable, sans qu'aucune des trois branches dans lesquelles le tube pollinique s'était divisé, n'avait su arriver jusqu'à la membrane du sac. Il est bien peu probable que ce sac ait été fécondé, d'autant plus que l'on peut dire presque avec certitude que dans un état moins avancé de son développement, le sac embryonnaire, plus petit, se trouvait à une plus grande distance encore des extrémités des branches du tube pollinique.



Ce sont là les arguments que je puis invoquer en faveur de ma manière de voir. Elle implique, cela va sans dire, que la production d'un grand nombre de noyaux dans le sac embryonnaire n'est *pas* une conséquence de la fécondation, comme c'est le cas chez les autres Angiospermes. Cette production de nombreux *noyaux* endospermiques serait tout aussi indépendante de la fécondation dans les *Casuarina* que dans les Gymnospermes. Seulement, chez les *Casuarina* la différenciation de *cellules* endospermiques autour des noyaux, coïnciderait à-peu-près avec le moment de la fécondation. Il est clair, d'autre part, vu la voie que suit le noyau mâle, pour arriver vers l'oosphère, que toute fécondation deviendrait impossible par une formation précoce de cellules prothalliennes dans la macrospore fertile des *Casuarina*.

Il est en même temps possible, toutefois, que l'entrée du tube pollinique dans le nucelle agit comme un stimulus, favorable ou peut-être même indispensable, pour que le jeune sac embryonnaire prenne l'essor qu'il lui faut pour être fécondable plus tard. Plus n'est besoin d'insister aujourd'hui sur la profonde différence qui sépare les actions stimulantes accessoires exercées par le tube pollinique d'une part et la fécondation d'autre part. Nous savons même, par l'exemple des ovules d'*Orchidées* <sup>1)</sup>, que de pareils effets stimulants peuvent être simplement accidentels, quoique normaux, et nullement dus à une action spécifique exercée par les tubes polliniques.

Sera-t-il possible de suivre dans sa marche vers l'oosphère le petit noyau mâle, comme perdu dans le grand sac embryonnaire avec ses nombreux noyaux; et réussira-t-on à constater le moment où le noyau mâle entre en bas dans l'oosphère. Certes, il serait bien imprudent de donner une réponse négative à ces deux questions, parce que possibilité il y a et même sans aucun doute. Toutefois, on aura présent à l'esprit les difficultés qu'il y a à constater l'entrée du noyau mâle dans

---

1) Ces ANNALES Vol. III, p. 126.



l'oosphère, dans un grand nombre d'Angiospermes à fécondation micropylaire; et cependant chez elles et la place et le moment dans lesquels il faut tâcher de suivre le noyau mâle sont indiqués par l'application du sommet du tube pollinique au-dessus de l'appareil sexuel. Ceci étant, il faut avouer que dans les *Casuarina*, quoique possible en principe, l'observation de la marche du noyau mâle dans le sac embryonnaire et de son entrée dans l'oosphère, présentera en réalité des difficultés presque insurmontables, et qui, pour les lever, exigeront en tout cas un temps dont on ne saurait calculer la grande durée d'avance.

En tout cas, je me plais à croire, qu'on ne m'en voudra guère de publier mes recherches telles qu'elles sont maintenant; dans l'espoir que les lacunes et les défauts qu'elles présentent seront rachetés, aux yeux du lecteur, par quelques qualités.

#### § 4. *Considérations théoriques.*

L'idée qu'a eue Brongniart de supprimer la classe des *Apétales* de Jussieu, était, sans contredit, juste en principe, parce que cette classe contenait un mélange par trop hétérogène de familles ayant souvent leurs affinités non entre elles mais ailleurs. Seulement dans sa généralité elle a conduit à une conclusion qui va sans doute trop loin, savoir que toutes les Dicotylédones apétales qui existent aujourd'hui proviendraient, par réduction, de formes originellement corollifères.

„So gewiss dies nun in vielen Fällen auch ist, so existirt doch nach meinem Dafürhalten eine noch grössere Zahl von Beispielen, in welchen der Mangel einer Krone nicht auf Unterdrückung, sondern auf ursprünglicher Verschiedenheit beruht.“ Voilà ce qu'a dit à cet égard, un homme aussi compétent qu'Eichler <sup>1)</sup>.

Il ajoute encore les paroles suivantes que je me permettrai de citer aussi textuellement: „denn nichts spricht dafür, dass die

---

1) Eichler: Blüthendiagramme II, p. 1.

apetalen Familien, wie die Brongniart'sche Vorstellung involvirt, von Corollaten abstammen, nach der geologischen Aufeinanderfolge zu urtheilen dürfte vielmehr das Umgekehrte der Fall sein, so dass die Corollaten richtiger als vervollkommnete Apetalen zu betrachten wären".

M. Drude dit: „Es scheint der natürlichen Methode geradezu zu widersprechen, wenn man die typischen Apetalen als gesonderte, tiefste Abtheilung der Dikotylen aufhebt, da sie allein mit den Gymnospermen noch in klar erkennbarer Blütenorganisation zusammenhängen" <sup>1)</sup>.

Tous les botanistes qui admettent des cas où l'apétalie est un état rudimentaire de la fleur et non la suite d'une réduction, comptent parmi ces apétales typiques les *Casuarinées*, avec un certain nombre d'autres familles. Quant aux affinités des *Casuarinées* avec ces autres familles apétales, les différents auteurs s'expriment avec beaucoup de réserve, ou bien ils n'en admettent aucune.

Toutefois, pour simplifier la discussion qui va suivre, il faut nous occuper un instant des familles dans le voisinage desquelles on a généralement placé les *Casuarinées*. Suivons Eichler qui a compris dans sa série des *Amentaceae*, les familles que voici <sup>2)</sup>: *Betulaceae*, *Corylaceae*, *Cupuliferae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Casuarineae*, *Salicineae* <sup>3)</sup>.

Examinons brièvement ce qui se trouve consigné dans la littérature sur le nucelle et le tube pollinique dans ces familles,

1) Drude: Die syst. und geogr. Anordnung der Phanerog. (Schenk, Handbuch der Botanik, III, 2, p. 348).

2) Blüthendiagramme II, p. 11—49.

3) Dans le »Genera Plantarum" de Bentham et Hooker, les *Casuarinées* font partie de la 7ième Série des »*Dicotyledones Monochlamydeae*". Cette série, celle des »*Unisezales*", se compose de la sorte: *Euphorbiaceae*, *Balanopseae*, *Urticaceae*, *Platanaceae*, *Leitneriaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Casuarineae*, *Capuliferae* (*Betuleae*, *Coryleae*, *Quercineae*).

Dans le livre de M. Drude que nous venons de citer, la division »*Dimorphantae diclines*" comprend les familles suivantes: *Salicineae*, *Juglandineae*, *Myricaceae*, *Casuarinaceae*, *Betulaceae*, *Corylaceae*, *Fagaceae*, *Balanopideae* (loc. cit. p. 346). Le traité de M. Warming (Handb. der system. Botanik, Berlin 1890, p. 248—255) réunit dans l'ordre des »*Urticiflorae*" les: *Ulmaceae*, *Urticaceae*, *Moraceae*, *Cannabineae*, *Casuarinaceae*.

afin de nous faire une idée des chances de retrouver dans d'autres familles apétales les curieux phénomènes découverts chez les *Casuarina*.

Dans son travail de 1858 sur l'embryogénie des Phanérogames, Hofmeister s'est occupé aussi des *Amentacées*. Bien qu'il ne donne sur ce groupe de plantes, que quelques indications, elles suffisent à démontrer que les choses se passent autrement que dans les *Casuarinées*.

„Im Innern des Eikerns von *Betula alba*, *Carpinus Betulus* erlangt erst gegen Ende Mai der Embryosack seine vor der Befruchtung ihm zukommende Grösse; erst jetzt werden die Keimbläschen ausgebildet. . . . . Gegenfüssler der Keimbläschen sind vorhanden. Die den Scheitel des Embryosacks deckenden Zellschichten durchbohrend bewirkt der Pollenschlauch bei der Birke Mitte, bei der Hainbuche Ende Juni die Befruchtung" <sup>1)</sup>.

Dans le *Quercus pedunculata*, Hofmeister a vu le sac embryonnaire entrer dans le canal micropylaire, se portant à la rencontre du tube pollinique. „Der verdickten Scheitelgegend des Embryosacks mit grossen Ansatzflächen angeschmiegt liegen die zwei bis drei Keimbläschen. Das Pollenschlauchende haftet der Aussenwand, des derben, leicht zu isolirenden Embryosacks fest an" <sup>2)</sup>.

Nous possédons des données de Tulasne sur l'ovule du *Juglans regia* L. „Cet ovule étant isolé et disséqué, on en retire un grand sac embryonnaire ovoïde, régulier, sans aucun appendice, et qui porte attaché à son sommet une grande vésicule embryonnaire cruméniforme et encore uniloculaire. Un tube pollinique épais appuie son extrémité obtuse sur la base élargie de cette vésicule ou très près d'elle" <sup>3)</sup>.

Quant aux *Salicinées*, nous trouvons des indications, de date assez ancienne, chez Hofmeister, et d'autres plus récentes dues aux recherches de M. Jönsson. D'après Hofmeister, le sac em-

1) Hofmeister, Neuere Beobachtungen über Embryobild. der Phanerog.; Pringsh. Jahrb. I. p. 98.

2) Hofmeister, loc. cit. p. 99, 100.

3) L. R. Tulasne, Nouvelles études d'embryogénie végétale; Ann. Sc. Nat. 4ième série. Bot. T. IV, 1855, p. 95.

bryonnaire des saules et des peupliers se porte aussi en avant dans le canal micropylaire; le tube pollinique entré dans le micropyle ne tarde pas à s'appliquer fortement contre la membrane du sac <sup>1)</sup>. Les investigations de M. Jönsson nous ont appris que le développement du sac embryonnaire dans le genre *Salix*, se fait d'après le type normal des Angiospermes <sup>2)</sup>.

Autant que je sache la littérature ne renferme aucune donnée sur le développement du sac embryonnaire et sur la marche du tube pollinique chez les *Myricacées*. Aussi fournirai-je quelques indications sur cette famille, se basant sur des recherches personnelles. Disons auparavant que dans les *Euphorbiacées* les *Urticacées*, les *Ulmacées* et les *Moracées* l'évolution du sac embryonnaire et ses rapports avec le tube pollinique paraissent suivre la règle générale connue pour les Angiospermes <sup>3)</sup>.

La seule famille parmi les Apétales, pour laquelle plusieurs auteurs (Endlicher, Eichler, Le Maout et Decaisne) admettent une certaine affinité quelque peu prononcée avec les *Casuarinées*, est celle des *Myricacées*. Et voilà justement cette famille pour laquelle nous manquons complètement de renseignements sur l'évolution du sac embryonnaire et sur ses rapports avec le tube pollinique. Il m'a semblé indispensable, cependant, de connaître les phénomènes qui se passent pendant la croissance du nucelle, dans la seule famille à laquelle on assigne des liens de parenté avec les *Casuarinées*. C'est pourquoi j'ai étudié moi-même, la chose, sur des matériaux fournis par un grand *Myrica Lobbii* T. et B. que nous cultivons ici, à Buitenzorg même, au jardin.

Le résultat de cette investigation est, *que dans le nucelle des Myricacées tout se passe suivant le type normal pour les Angiospermes*. Il n'y a qu'une seule cellule-mère de sac embryonnaire; elle se divise de la manière connue en quelques articles super-

1) Hofmeister, loc. cit. p. 96.

2) B. Jönsson: Om embryosäckens utveckl. hos Angiospermerna; Lunds Univ. Årsskrift, T. XVI, p. 53, Pl. VII, fig. 33—38.

3) Voy.: Strasburger, Ueb. Befrucht. und Zelltheil. 1878, p. 41. — Guignard, Ann. Sc. Nat. 6ième série, Bot. T. XIII. p. 169, 170. — Hofmeister, loc. cit. p. 97, 98. — Warming, de l'ovule, Ann. Sc. Nat. 6ième série, Bot. T. V, Pl. 9 fig. 6.



posés; un de ces articles, en refoulant les cellules-filles situées au-dessus, devient sac embryonnaire; celui-ci a un aspect tout-à-fait normal; le tube pollinique entre dans le micropyle, pénètre dans le sommet du nucelle et pousse jusqu'au sac embryonnaire dans l'endroit où est inséré l'appareil sexuel; la fécondation opérée et l'oosphère changée en oeuf, le noyau endospermique commence à se diviser, division que contiennent les noyaux-fils pendant que l'embryon inaugure sa croissance en se cloisonnant.

J'ai consacré une planche spéciale aux *Myricacées*. Non pas parce que leur nucelle nous apprend quelque chose de neuf, au contraire; mais pour que le lecteur puisse facilement comparer ce qui se passe dans le nucelle des *Myrica* avec ce que nous venons de décrire et de figurer pour le nucelle des *Casuarina*.

Toutes les figures de la planche XXXII représentent des parties de sections axiles de nucelles du *Myrica Lobbii* T. et B. Les cas des figures 1, 2 et 3 montrent la cellule-mère du sac embryonnaire, divisée en articles. Dans ceux des figures 4 à 7 l'oosphère *o*, vient d'être fécondée. L'oeuf, dans le cas de la figure 8 est un peu plus âgé et le sac embryonnaire renferme déjà un certain nombre de noyaux endospermiques. Ce nombre s'était beaucoup accru dans le cas de la figure 9, où l'on reconnaît un jeune embryon composé de quelques cellules. Dans les figures 4 et 5 on voit le tube pollinique *t. p.* traversant le sommet du nucelle et s'appliquant contre le sac embryonnaire au-dessus de l'appareil sexuel. Enfin, la figure 8 nous montre encore la voie qu'a suivie le tube pollinique, qui lui-même est résorbé.

En résumant ce que nous a appris la consultation de la littérature et l'étude de l'évolution du nucelle et de la fécondation chez le *Myrica*, on ne s'inscrira pas en faux contre notre conclusion, si nous disons: *que les Casuarinées occupent très probablement par les phénomènes qui se passent dans leur nucelle avant la fécondation une place tout-à-fait exceptionnelle parmi les Angiospermes*, place qui leur revenait déjà par les caractères



tirés de leurs organes végétatifs<sup>1)</sup>. Aussi, dans la discussion qui va suivre, considérerons-nous les *Casuarinées* comme représentants d'un groupe à part tout en admettant, bien entendu la possibilité que de nouvelles recherches nous révéleront encore — quelque improbable que cela paraisse maintenant — des points essentiels de rapport entre la famille qui nous occupe et les autres Dicotylédones.

Les résultats principaux de ces recherches sur les *Casuarina* portent sur les points suivants:

*a.* Le développement de la cavité ovarienne, se fermant immédiatement après être formée, pour ne se rouvrir que beaucoup plus tard.

*b.* La curieuse évolution des placenta et des jeunes ovules.

*c.* Le grand massif de tissu sporogène, bien délimité et composé de centaines de cellules.

*d.* La division des grandes cellules du tissu sporogène en plusieurs articles superposés.

*e.* Le grand nombre de macrospores qui se développent; parfois une vingtaine ou plus.

*f.* Les macrospores ne refoulant pas leurs cellules-soeurs de la manière usitée dans les autres Phanérogames.

*g.* La présence d'appareils sexuels dans la plupart des macrospores d'ovules venant à bien.

*h.* Les membranes cellulosesiques autour des éléments de l'appareil sexuel de la macrospore fertile, tandis que généralement (mais pas toujours) cet appareil est composé de cellules nues dans les macrospores stériles.

*i.* L'appareil sexuel prenant son origine d'une seule cellule-mère.

*j.* Le manque de constance dans le nombre des cellules qui composent l'appareil sexuel; tantôt l'oosphère est seule, mais le plus souvent elle est accompagnée d'une ou de deux „cellules voisines”.

*k.* La ressemblance de ces „cellules voisines” quant à leur

---

1) Bentham et Hooker: Genera Plantarum, Vol. III, pars I, p. 402.

origine et quant à leur aspect, avec „cellules de canal” plutôt qu’avec des synergides.

l. L’absence constante d’antipodes.

m. Le prolongement de plusieurs macrospores en queues, dont quelques-unes pénètrent dans la région chalazienne.

n. L’entrée du tube pollinique dans le nucelle par la chalaze.

o. Le passage du tube pollinique par les prolongements de macrospores stériles.

p. L’application du sommet du tube contre la membrane du sac embryonnaire dans un endroit quelconque (mais *jamais* la soudure au-dessus de l’insertion de l’appareil sexuel n’a été observée).

q. L’isolement du tronçon terminal du tube, accompagnant le sac embryonnaire dans sa croissance.

r. La marche du noyau mâle dans le sac embryonnaire (d’une manière encore inconnue) et son entrée dans l’oosphère par en bas.

s. La formation d’un grand nombre de noyaux endospermiques avant la fécondation.

De tous ces points il n’y a que le dernier qui soit en partie hypothétique, parce que je n’ai pas pu démontrer rigoureusement à quel moment se fait la fécondation. Je n’ai pu émettre à ce sujet qu’une supposition, que, cependant, je crois avoir assez bien fondée.

Quant au point r., le fait lui-même me semble être exempt de doutes bien que de nouvelles recherches auront encore à nous apprendre comment le noyau mâle traverse le sac embryonnaire et comment il pénètre dans l’oosphère.

Arrivés au moment d’examiner l’importance de ces différents points que nous avons appris à connaître, il s’agit de mettre préalablement en avant la considération que voici: Rien, ni dans le genre de vie ni dans le développement, chez les *Casuarinées*, ne nous autorise à considérer les nombreuses particularités caractéristiques qu’elles présentent comme dues à autant de réductions survenues chez des ancêtres à type angiospermique normal. Au contraire, tout nous porte à admettre que les *Casuarinées* proviennent d’ancêtres encore plus éloignés de ce

type qu'elles. Ainsi, il faut voir dans les phénomènes aussi curieux que nombreux dont leurs macrosporanges et leurs macrospores sont le théâtre, *non des états réduits, mais des états rudimentaires* (dans le sens de M. Sachs).

Ceci posé, commençons notre examen par rappeler les paroles suivantes de M. Radlkofer: „Fassen wir nun zusammen, was nach sovielfachen Arbeiten so zahlreicher Forscher über die Befruchtung der Phanerogamen als sichere Thatsache mit allgemeiner Uebereinstimmung erkannt ist, so ist dies Folgendes:

1. das Hervortreten der Pollenschläuche aus den auf die Narbe oder deren stellvertretendes Organ uebertragenen Pollenkörnern, ihr Hinabsteigen bis zur Samenknospe, *ihr Eintreten in deren Micropyle*, endlich ihr Vordringen bis an den Embryosack" <sup>1)</sup>.

Ces mots qui datent de 1856 sont restés vrais pour les Angiospermes, jusqu'aujourd'hui. Jamais, malgré le très grand nombre de plantes examinées depuis, on n'a trouvé une seule plante angiospermique où le tube pollinique n'entre pas dans le micropyle. Cela fait que l'exception offerte à cet égard par les *Casuarinées* a une grande valeur comme caractère distinctif, surtout puisqu'il s'agit de l'organe auquel revient le rôle important de la fécondation. Cette valeur est encore rehaussée par le fait que le tube pollinique, entré une fois dans le nucelle par la voie de la chalaze, opère la fécondation d'une manière tout-à-fait différente de celle observée chez les autres Angiospermes; le noyau mâle, au lieu de pénétrer dans l'oosphère soit directement soit par l'entremise d'une synergide, entre dans le sac embryonnaire et passe de là dans l'oosphère.

Aussi, ces deux points, rappelés brièvement sous *n.* et sous *r.*, nous engagent déjà à considérer la famille des *Casuarinées* comme représentante et probablement comme représentante unique parmi les végétaux actuels — d'une nouvelle classe de Phanéragames; classe qui se distingue, en outre, des autres Angio-

---

1) L. Radlkofer: Die Befruchtung der Phanerogamen, Leipzig 1856, p. 9.

spermes par plusieurs caractères importants qu'offre le nucelle pendant son développement.

Parmi les points que nous venons d'énumérer il y en a quelques-uns qui sont en corrélation avec la marche que suit le tube pollinique pour entrer dans le nucelle. Ainsi: *a.*, *b.*, *m.*, *o.*; tandis que *p.* dépend de *r.* Il est évident, en effet, que le curieux mode de développement de la cavité ovarienne des placenta et des jeunes ovules, amène la formation du „pont” qui conduit le tube pollinique du canal stylaire dans les couches qui enveloppent le nucelle. De même il est clair que le percement de la chalaze par les queues de quelques macrosperes stériles, facilite l'entrée du tube pollinique dans le nucelle. Enfin, la marche du noyau mâle à travers le sac embryonnaire, permet au sommet du tube de se souder à la membrane du sac dans n'importe quel endroit (*p.*)<sup>1)</sup>.

Toutefois, la plupart des résultats obtenus ne semble être en aucune corrélation avec l'entrée du tube pollinique dans la chalaze. Et parmi ces résultats — et il y en a plusieurs — fait digne d'intérêt — qui démontrent *non-seulement que les Casuarinées occupent, parmi les Angiospermes, une place tout-à-fait à part mais aussi qu'elles ont un rang inférieur.*

A cet égard je fixerai en premier lieu l'attention sur les points *c.*, *e.*, *g.*, et *s.*, et en second lieu sur *h.* *i.* *j.* et *k.* Nous allons voir pourquoi, dans la comparaison à établir, maintenant avec les Gymnospermes et les Cryptogames vasculaires. Disons seulement auparavant que les points *d.*, *f.* et *l.* nous serviront dans la comparaison, à faire ensuite, avec les autres Angiospermes; et rappelons finalement que le point *q.* n'est compréhensible que lorsque l'on admet ma manière de voir d'après laquelle la fécondation ne se fait *pas* au moment où le sommet du tube s'applique contre la membrane du sac mais beaucoup plus tard.

---

1) Toujours à l'exception de l'endroit où est inséré l'appareil sexuel. Il n'y a dans cette exception rien qui doive nous étonner, si en effet la membrane cellulosique qui entoure l'oosphère, se prépare à un moment donné à livrer passage au noyau mâle *venant d'en bas*. On se rappellera que j'ai pu faire quelques observations sur des changements de ce genre dans la membrane en question.



*Comparaison avec les Gymnospermes et avec les Cryptogames.*

Le grand tissu sporogène des *Casuarina*, n'est comparable qu'à ce qu'on voit dans les *Cycadées* et dans quelques *Conifères*. Par sa délimitation bien nette et surtout par sa différenciation interne, parfois en *trois* éléments (les grandes cellules qui deviennent macrospores, les petites cellules qui sont résorbées, et les trachéides) il faut même chercher pour le tissu sporogène des *Casuarina* les termes de comparaison dans le domaine des Cryptogames.

La formation d'un grand nombre de noyaux endospermiques (prothalliens) dans la macrospore fertile des *Casuarina* avant la fécondation <sup>1)</sup> rappelle immédiatement ce qui se passe dans la macrospore des Gymnospermes. Chez celles-ci il se forme d'abord dans la macrospore <sup>2)</sup> un grand nombre de noyaux prothalliens libres; ensuite il y a différenciation de cellules prothalliennes autour de ces noyaux et finalement quelques-unes de ces cellules revêtent le caractère de cellules-mères d'archégones. Chez les *Casuarina*, à cet égard plus éloignés des Cryptogames vasculaires, la cellule-mère de l'unique archégone prend naissance de très bonne heure et c'est seulement ensuite qu'il y a production de nombreux noyaux prothalliens. Quant à la différenciation de cellules prothalliennes, elle n'a lieu que vers l'époque de la fécondation.

La production d'un nombre considérable de macrospores dans un macrosporange (nucelle) de *Casuarina*, macrospores qui vont pour la plupart jusqu'à la formation d'un archégone (appareil sexuel), fait plutôt penser à des Cryptogames vasculaires qu'à des Gymnospermes.

L'origine de l'„appareil sexuel” des *Casuarina*, d'une seule cellule, qui toujours dans les macrospores fertiles est munie d'une membrane cellulosique; le manque de constance dans la division de cette cellule-mère <sup>3)</sup> qui paraît former parfois directement

1) Admis — je le répète — que ma manière de voir soit juste.

2) Voy. entre autres Strasburger: Die Angiospermen und die Gymnospermen 1879, p. 135, 136.

3) La variabilité dans le nombre de cellules de canal est parfois très grande dans les Cryptogames vasculaires; voy.: ici même Vol. V. Pl. XXI.



l'oosphère sans aucune division préalable <sup>1)</sup>; mais qui généralement engendre d'abord une ou deux „cellules voisines”; en partie aussi, l'aspect de ces „cellules voisines” qui ressemblent à des cellules de canal. Tout cela fait qu'il faut considérer „l'appareil sexuel” des *Casuarina* comme *homologue* à l'*archégone* dans les Gymnospermes et dans les Cryptogames vasculaires. Les „cellules voisines” sont des cellules de canal, qui ne jouent probablement plus aucun rôle <sup>2)</sup>, pas plus que tout „l'appareil sexuel” dans les macrospores stériles.

*Comparaison avec les autres Angiospermes.*

Dans cette comparaison, ne portant que sur les phénomènes dont le nucelle est le théâtre, il n'y a presque que des différences à signaler.

Le développement considérable du tissu sporogène, le grand nombre de macrospores, la présence d'appareils sexuels dans la plupart d'entre elles <sup>3)</sup>, le mode de formation et de développement de „l'appareil sexuel” dans la spore fertile, l'entrée du tube pollinique par la chalaze, ses rapports avec le sac embryonnaire, la formation d'un grand nombre de noyaux endospermiques avant la fécondation. Ce sont là autant de points cardinaux qui distinguent les *Casuarina* des autres Angiospermes. Il faut y ajouter encore le manque constant d'antipodes chez les *Casuarina*.

Dans la grande majorité des Angiospermes étudiées jusqu'ici, et aussi dans les Gymnospermes, la cellule-mère du sac embryonnaire, à forme allongée, se divise par des cloisons transversales à aspect plus ou moins luisant, en deux ou — généralement — plusieurs articles superposés. Dans les *Casuarina* tout

---

1) Il faut entrevoir la possibilité qu'il se forme toujours au moins une cellule voisine, mais qui parfois, par son exiguité, échappe à l'observation.

2) Je n'entre pas ici dans la question, si les cellules de canal et les synergides sont des »corpuscules de rebut” (»corpuscules polaires”).

3) Lorsque dans les autres Angiospermes il y a plus d'un sac embryonnaire, il ne se forme, normalement, d'appareil sexuel que dans le sac qui vient à bien. Comp. ce que M. Strasburger a dit, à cet égard, du *Rosa livida*, Befr. und Zelltheil. 1878, p. 36.

le tissu sporogène paraît se composer à un moment donné uniquement ou presque uniquement de grandes cellules allongées, qui se transforment rapidement en des séries d'articles séparés par des cloisons quelque peu luisants. Non seulement les macrospores, mais aussi les autres éléments du tissu sporogène définitif, paraissent tirer leur origine de ce mode de cloisonnement, qui a remplacé, il y a bien longtemps déjà, la division en tétrades.

Si l'on retrouve chez les *Casuarina* le mode spécial de division de la cellule-mère du sac embryonnaire, et même à un plus haut degré, il n'en est pas de même du refoulement et de la résorption spéciales qu'exerce, chez les autres Angiospermes (et aussi chez les Gymnospermes) le jeune sac embryonnaire, sur ces cellules-soeurs. Ce refoulement et cette résorption exercés dès le début par la jeune macrospore sur ses cellules-soeurs, de préférence et d'une manière spéciale qui saute aux yeux, paraissent être de date relativement récente parce qu'on ne les trouve pas chez les *Casuarina*. Chez eux les jeunes macrospores ne commencent pas par refouler leurs cellules-soeurs, et si elles les résorbent plus tard elles ne marquent à leur égard aucune préférence. Si l'on admet ma manière de voir sur le moment de la fécondation, la macrospore des *Casuarina* occupe une place intermédiaire entre celle des autres Angiospermes et celle des Gymnospermes.

La macrospore des *Casuarina* renferme sans doute un prothalle, seulement celui-ci n'est représenté que par un grand nombre de *noyaux* prothalliens; les cellules prothalliennes ne commencent à se former autour d'eux que vers l'époque de la fécondation. Il n'y a que la cellule-mère de l'archégone qui se différencie de très bonne heure, devançant de beaucoup les cellules végétatives du prothalle.

Les phénomènes qui ont lieu dans la macrospore fertile chez les *Casuarina*, peuvent-ils servir à mieux éclaircir l'origine de ce qui se passe dans le sac embryonnaire des autres Angiospermes? Je ne le pense guère et cela par une raison que je ne tarderai pas à indiquer. D'abord, il est clair que la formation

des quatre noyaux dans les deux extrémités du sac embryonnaire, la production d'antipodes et surtout l'union des deux noyaux polaires pour former le noyau secondaire du sac, restent tout aussi inexplicables qu'auparavant.

Il faut avouer, cependant, que la tentation est grande de considérer maintenant l'appareil sexuel des autres Angiospermes, dans son ensemble comme homologue à un archégone, parce que dans les macrospores stériles des *Casuarina* l'„appareil sexuel" (l'archégone) se compose à de rares exceptions près de cellules nues, tandis qu'elles sont pourvues de membranes cellulodiques dans la macrospore fertile. La comparaison des macrospores stériles aux macrospores fertiles des *Casuarina*, démontre que la perte de membranes cellulodiques autour des cellules de l'archégone peut être la suite d'une simple réduction. Aussi, malgré toute prudence, de rigueur ici, n'hésiterais-je pas à assigner, chez toutes les Angiospermes à l'appareil sexuel en entier le rang d'archégone — me basant sur les résultats obtenus dans les *Casuarina* — s'il n'y avait pas la curieuse tétrade nucléaire à l'extrémité antipodale du sac, et surtout s'il n'y avait pas la mystérieuse union des deux noyaux polaires pour former le noyau secondaire <sup>1)</sup>.

Maintenant, la raison pour laquelle il faut être particulièrement prudent en voulant expliquer les phénomènes dans le sac embryonnaire des autres Angiospermes, parce qu'on observe dans les macrospores des *Casuarina* la voici.

Bien que les phénomènes qui se passent pendant le développement du nucelle des *Casuarina* fassent penser à plusieurs égards

---

1) Dans le travail de M. Hegelmaier sur l'endosperme, se trouvent les paroles suivantes: »wohl aber kamen mir einzelne Pflanzen vor (*Adonis*, *Hibiscus*) deren Untersuchung mich zu der Annahme nöthigt, dass allerdings die Vereinigung der beiden Ascendenten des Keimsackkerns mitunter unterbleiben und, mit Ueberspringung des Fusionsstadiums, der Endospermanfang aus einem zweikernigen Stadium direkt in ein mehrkerniges übergehen kann" (Unters. ueb. die Morph. des Dikot. Endosperms, 1885, p. 9). Les remarquables recherches de M. Guignard (Etud. s. l. phén. morphol. de la fécondation 1890) ont fait connaître, depuis, tant de causes d'erreurs à cet égard, que l'on ne saurait admettre sans plus ample informé, le manque d'union des deux noyaux polaires.

aux Gymnospermes et même aux Cryptogames vasculaires, et bien que leur macrospore fertile présente un mode d'évolution quelque peu transitoire entre celui des macrospores fertiles chez les Gymnospermes d'autre part, *on aurait tort, je crois, de considérer les Casuarinées comme famille transitoire entre les Gymnospermes d'aujourd'hui et les autres Angiospermes vivant actuellement.*

A l'époque où l'angiospermie prenait naissance le micropyle perdait sa fonction de canal conducteur des grains de pollen et les tubes polliniques rencontraient des difficultés d'un ordre nouveau. En effet, les grains de pollen ne germant plus *sur* le nucelle mais à certaine distance de cet organe, les tubes polliniques avaient à „apprendre” à se frayer quand même une voie vers le sac embryonnaire. Il se trouve maintenant qu'il y a eu deux manières différentes de vaincre cette difficulté. Il y a eu des plantes chez lesquelles le tube pollinique a pris simplement, pour arriver au nucelle le chemin suivi autrefois par les grains de pollen, savoir celui par le micropyle. C'est cette manière qui a prévalu, presque uniquement, dans les Angiospermes de nos jours. Mais chez d'autres végétaux le tube pollinique a pris pour arriver à effectuer la fécondation la voie de la chalaze. Très probablement le genre *Casuarina* offre le seul exemple parmi les plantes d'aujourd'hui de cette marche du tube pollinique.

Datant de cette période éloignée d'„apprentissage” du tube pollinique, les *Casuarinées* ont eu des affinités avec les ancêtres des Gymnospermes et des Dicotylédones actuelles. De souche ancienne, le genre *Casuarina* occupe une position isolée parmi les Angiospermes d'aujourd'hui, comme le fait par exemple, *mutatis mutandis*, le genre *Lycopodium* parmi les Cryptogames vasculaires.

Croyant avoir suffisamment démontré pourquoi le genre *Casuarina* constitue le type — et très probablement l'unique représentant — d'une classe à part, je proposerai la division suivante des Angiospermes.

*Sous-embranchement :*

## ANGIOSPERMES.

*Subdivision :*

CHALAZOGAMES.

*Classe :**Chalazogames.**Subdivision :*

POROGAMES.

*Classes :**Monocotylédones , Dicotylédones.*

A moins que de nouvelles recherches ne viennent nous apprendre le contraire, il faut considérer la famille des *Casuarinées*, comme la seule de la classe des Chalazogames. Il sera superflu de dire que les Chalazogames sont beaucoup plus voisins des Dicotylédones que des Monocotylédones.

---



## EXPLICATION DES PLANCHES.

Les nombres ajoutés entre parenthèses indiquent les grossissements en diamètres.

### Pl. XII.

#### *Casuarina suberosa*. Ott. et Dietr.

(Dans toutes les figures de cette planche, *e.* indique une écaille à l'aisselle de laquelle une fleur femelle prend naissance, *b.* le bord d'une écaille appartenant à une autre rangée (voir le texte) et *f.* une jeune fleur femelle).

**Fig. 1.** Section axile menée par une très jeune inflorescence femelle (120).

**Fig. 2—10.** Sections médianes de très jeunes fleurs femelles; celle de la figure 2 est la plus jeune, celle de la figure 10 la plus âgée (210).

### Pl. XIII.

#### *Casuarina suberosa*. Ott. et Dietr.

**Fig. 1.** Jeune fleur femelle en section médiane; la cavité ovarienne a presque disparu. (210).

**Fig. 2 a.** Jeune fleur femelle en section médiane. (55).

**Fig. 2 b.** Partie inférieure de la même fleur, dessinée à un plus fort grossissement; la cavité ovarienne a disparu. (210).

**Fig. 3.** Section transversale d'une jeune fleur femelle du même âge que celle des figures 2; la section est menée vers l'endroit de l'astérisque dans la figure 2 b. (210).

**Fig. 4 a.** Jeune fleur femelle environ cinq fois grossie montrant les longs stigmates; dans une fleur de cet âge il n'y a pas encore la moindre trace d'ovules ou même de proéminences placentaires; *br.* une des bractées.

**Fig. 4 b.** Partie inférieure de la même fleur à plus fort grossissement. (35).

**Fig. 4 c.** Ecaille à l'aisselle de laquelle la fleur est placée ( $\pm 5$ ).

**Fig. 5.** Section médiane d'une jeune fleur femelle, du même âge que celle des figures 4; on ne voit que le commencement des stigmates; dans la »partie styloïde" le cylindre à cellules plus épaisses (comp. la fig. 7) commence à se différencier; dans les couches périphériques un certain nombre de trachéïdes ont pris naissance; la cavité ovarienne a entièrement disparu, il n'en reste plus qu'une limite en forme de ligne courte un peu plus foncée. (210).

**Fig. 6—10.** Toutes ces figures représentent des sections transversales de fleurs femelles du même âge que celle représentée en section longitudinale dans la figure 1 de la planche XIV; les figures 10 a et 10 b proviennent de la même fleur; les sections sont menées à partir de la fig. 6 jusqu'à la fig. 10 b aux endroits indiqués par les lettres *a—f* dans la fig. 1. Pl. XIV. (210).

## Pl. XIV.

*Casuarina suberosa*. Ott. et Dietr.

**Fig. 1.** Section médiane d'une jeune fleur femelle, du même âge que celles d'où proviennent les sections transversales des figures 6—10 de la planche précédente; les lettres *a—f* se rapportent aux niveaux auxquels ces sections transversales sont menées (210).

**Fig. 2.** Partie d'une fleur femelle en section longitudinale montrant la jonction des deux stigmates à la partie stylaire (120).

**Fig. 3, 4.** Sections médianes menées à travers la région ovarienne de fleurs un peu plus âgées que celle de la figure 1; la fleur de la figure 3 est la plus jeune des deux; *ant.* indique la face antérieure et *post.* la face postérieure de la fleur. (210).

**Fig. 5, 6.** Sections transversales menées à travers la région ovarienne de fleurs à-peu-près du même âge que celle de la figure 4; *ant.* et *post.* comme dans les deux figures précédentes. (210).

## Pl. XV.

*Casuarina suberosa*. Ott. et Dietr.

**Fig. 1.** Section médiane à travers la région ovarienne d'une fleur un peu plus âgée que celle de la figure 4, Pl. XIV. (210).

**Fig. 2, 3.** Sections transversales menées par la région ovarienne de fleurs à-peu-près du même âge que celle de la figure 1. (210).

**Fig. 4a.** Section médiane par la région ovarienne d'une fleur plus âgée que celle de la figure 1. (210).

**Fig. 4b.** Section médiane de toute la fleur qui a fourni la figure précédente; *c. st.* le «cylindre stylaire»; cette figure démontre que la région ovarienne est tout-à-fait enfoncée dans l'axe qui porte la fleur. (45).

**Fig. 5.** Section transversale par la région

ovarienne d'une fleur à-peu-près du même âge que celle des figures 4a et 4b. (210).

**Fig. 6.** Jeune ovule en section médiane; le tégument externe (*t. ext.*) commence à se montrer. (210).

**Fig. 7.** Esquisse faite d'après une section médiane par la région ovarienne d'une fleur plus âgée que celle des figures 4a et 4b; *c. st.* «cylindre stylaire» s'unissant à la région ovarienne; *cr.* couche de cristaux. (110).

**Fig. 8.** Section médiane d'un ovule avec son placenta, prise d'une fleur un peu plus âgée que celle de la figure précédente. (120).

**Fig. 9.** Section transversale menée par la région ovarienne d'une fleur à-peu-près du même âge que celle de la figure 7 (110).

**Fig. 10, 11.** Sections transversales par la région ovarienne de fleurs à-peu-près du même âge que celle de la figure 8; dans la figure 10, *ant.* indique le côté antérieur et *post.* le côté postérieur de la fleur. (120).

## Pl. XVI.

*Casuarina suberosa*. Ott. et Dietr.

**Fig. 1.** Esquisse faite d'après une section médiane par la région ovarienne d'une fleur un peu plus âgée que celle de la figure 7 Pl. XV; *c. st.* «cylindre stylaire»; *cr.* couche de cristaux. (120).

**Fig. 2.** Ovule presque adulte en section médiane; *d.* endroit où le tissu a dû être déchiré (75).

**Fig. 3.** Les deux ovules d'un même ovaire en sections longitudinales; l'ovule inférieur dans la préparation est indiqué par des contours bleus; *d.* comme dans la figure précédente (75).

**Fig. 4.** Ovule adulte avec funicule et placenta en section longitudinale (45).

**Fig. 5.** Section axile d'un très jeune ovule dans lequel le tégument interne ne commence qu'à se développer. (285).

**Fig. 6—9.** Sections axiles de très jeunes ovules, un peu plus âgés cependant que celui de la figure précédente, parce qu'ils possèdent déjà leurs deux téguments; les cellules que je considère comme les premières du *tissu sporogène* — provenant directement de l'*archéspore* — sont indiquées par une teinte rougeâtre; les préparations ont été traitées par l'eau de Javelle et colorées ensuite par le brun de Bismarck. (285).

**Fig. 10.** Nucelle un plus âgé en section axile. (285).

**Fig. 11, 12.** Nucelles plus âgés que celui de la figure précédente (285).

**Fig. 13.** Partie supérieure d'un nucelle en section axile. (285).

N.B. Dans les figures 10 à 13 le tissu sporogène est indiqué par une teinte rougeâtre; les préparations ont été traitées, d'abord par l'eau de Javelle, ensuite par le brun de Bismarck.

## Pl. XVII.

*Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.  
(fig. 1—4).

*Casuarina Rumphiana* Miq. (fig. 5—8).

Dans toutes les figures le tissu sporogène est indiqué par une teinte rougeâtre.

**Fig. 1—4.** Sections axiles de nucelles d'âge un peu différent; la figure 1 provient de l'ovule le plus jeune, la figure 4 de l'ovule le plus âgé; dans les cas des figures 2 et 3 les cellules du tissu sporogène se distinguent nettement, par leurs dimensions beaucoup plus considérables, des éléments des couches enveloppantes; dans le cas de la figure 4 les grandes cellules du tissu sporogène viennent de se diviser pour la plupart par des cloisons transversales qui prennent un aspect quelque peu gonflé et collenchymateux. Le grossissement des trois premières figures est de 285 diamètres, celui de la quatrième de 235 diamètres.

**Fig. 5—8.** Nucelles d'âge un peu différent en sections axiles; la figure 5 provient de l'ovule le plus jeune, la figure 8 de l'ovule le plus âgé des quatre. Grossissement des trois premières figures 400 diamètres, de la quatrième 285 diamètres.

## Pl. XVIII.

*Casuarina glauca* Sieb. (fig.

1a—2b).

*Casuarina Rumphiana* Miq. (fig. 3a et 3b).

*Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.  
(fig. 4—5b).

**Fig. 1a.** Nucelle en section axile; le tissu sporogène est indiqué par une teinte rougeâtre (75).

**Fig. 2b.** Le milieu du tissu sporogène de la figure précédente dessiné à un plus fort grossissement pour démontrer la remarquable netteté de la démarcation entre le tissu sporogène et le tissu enveloppant; la préparation qui a servi à faire ces deux figures a été faite au microtome (285).

**Fig. 2a.** Nucelle un peu plus âgé que celui de la figure 1a, en section axile; le tissu sporogène teinté en rouge. (75).

**Fig. 2b.** Le milieu du tissu sporogène de la figure précédente dessiné à un plus fort grossissement pour démontrer, d'abord la netteté de la limite du tissu sporogène, ensuite le refoulement et la résorption de presque toutes les petites cellules du tissu sporogène par les macrospores; d'après une coupe faite au microtome. (285).

**Fig. 3a.** Nucelle en section axile; le tissu sporogène est teinté en rouge. (55).

**Fig. 3b.** Le milieu du tissu sporogène de la figure précédente dessiné à un plus fort grossissement; la plupart des petites cellules du tissu sporogène a disparu (235).

**Fig. 4.** Groupe de macrospores stériles

d'un ovule qui ne sera pas fécondé (285).

**Fig. 5a.** Partie inférieure d'une section axile d'un nucelle un peu plus âgé que celui de la figure 4 Pl. XVII; au milieu du tissu sporogène on reconnaît trois macrospores (285).

**Fig. 5b.** Macrospores ( $m$ ,  $m$ ,  $m^1$ ), et cellules environnantes, de la figure précédente, à plus fort grossissement; la macrospore  $m^1$  est le sac embryonnaire; les deux cellules (à parois cellulósiques) qu'on remarque dans le sommet du sac embryonnaire constituent l'appareil sexuel (400).

### Pl. XIX.

#### *Casuarina glauca* Sieb.

Dans toutes les figures il n'est dessiné au milieu du nucelle que les macrospores et les trachéides.

**Fig. 1—3.** Nucelles en sections axiales, pris d'ovules où les macrospores viennent de se différencier, quelques-unes commencent à s'allonger dans la direction de la chalaze; dans la figure 2 on reconnaît encore une longue cellule du tissu sporogène divisée par six cloisons gonflées (285).

**Fig. 4.** Nucelle en section axile, pris d'un ovule un peu plus âgé que celui des figures précédentes; les macrospores s'allongent vers la chalaze (285).

**Fig. 5.** Nucelle en section axile, pris d'un ovule à-peu-près du même âge que celui de la figure précédente; le prolongement d'une des macrospores est entré dans la région chalazienne. (285).

**Fig. 6a.** Partie supérieure d'une section axile de nucelle un peu plus âgé que celui de la figure précédente; il est probable que la macrospore  $m^1$  serait devenue sac embryonnaire (285).

**Fig. 6b.** Sommet de la macrospore  $m^1$  de la figure précédente, dessiné à un plus fort grossissement pour mieux montrer les deux cellules internes qui sans aucun doute proviennent d'une seule cellule; ainsi ces deux

cellules internes, constituant l'appareil sexuel de la macrospore, sont soeurs. (400).

### Pl. XX.

#### *Casuarina glauca* Sieb. (fig. 1—6).

#### *Casuarina Rumphiana* Miq. (fig. 7).

**Fig. 1, 2.** Sections axiales de nucelles provenant d'ovules un peu plus âgés que celui de la figure 5 Pl. XIX; la figure 1 provient de l'ovule le plus âgé des deux; des prolongements de macrospores pénètrent dans la région chalazienne et même (fig. 1) dans le faisceau du funicule. (285).

**Fig. 3—5.** Groupes de macrospores provenant d'ovules à-peu-près du même âge que celui de la figure 2. (285).

**Fig. 6.** Esquisse provenant d'un ovule plus jeune que ceux des figures 1 et 2, reproduite ici pour montrer le nombre relativement grand des trachéides. (285).

**Fig. 7.** Partie du tissu sporogène d'un ovule assez âgé, les deux lignes noires indiquent les limites du tissu; une cellule du tissu sporogène s'est transformée moitié en trachéide (en bas) moitié en cellule ressemblant un peu à une macrospore (en haut) (285).

### Pl. XXI.

#### *Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

**Fig. 1.** Partie d'une section longitudinale d'un nucelle montrant, d'abord une démarcation excessivement nette entre le tissu sporogène et les couches enveloppantes, ensuite un grand nombre de macrospores (16); les autres cellules du tissu sporogène étaient presque devenues invisibles par l'eau de Javelle. (235).

**Fig. 2a.** Partie d'une section longitudinale de nucelle dans lequel le tube pollinique n'avait pas encore pénétré. (235).

**Fig. 2b.** Sommet d'une des macrospores de la figure précédente, reproduit à



plus fort grossissement pour mieux montrer les deux cellules à parois cellulósiques qui constituent l'appareil sexuel. (400).

Fig. 3. Partie d'une section longitudinale de nucelle montrant deux macrospores  $m^1$  et  $m^2$  à cellules internes munies de parois cellulósiques; la forme quelque peu courbée de l'osphère  $o$  démontre que la macrospore  $m^1$  est le sac embryonnaire. (285).

Fig. 4. Jeune macrospore qui commence à s'allonger sans résorber les cellules voisines (400).

Fig. 5, 6. Jeunes macrospores (qui seraient devenues presque certainement sacs embryonnaires) à appareil sexuel muni de parois cellulósiques, provenant d'ovules où les tubes polliniques n'avaient pas encore pénétré. (400).

Fig. 7. Groupe de macrospores un peu écartées les unes des autres par une légère pression; la spore  $m^1$  — probablement le futur sac embryonnaire — contient une cellule interne à membrane cellulósique; cette préparation est prise d'un ovule où le tube pollinique n'avait pas encore pénétré (285).

Fig. 8a. Deux macrospores l'une stérile  $m$ , contenant deux cellules internes nues dans son sommet, l'autre  $m^1$  le futur sac embryonnaire (285).

Fig. 8b. Les macrospores de la figure précédente traitées par l'eau de Javelle; le sac embryonnaire présente un développement anormal en tant qu'il est divisé par une cloison longitudinale et qu'à son sommet il y a plusieurs cellules à membranes cellulósiques (285).

Fig. 9. Macrospores; dans le sommet de  $m$  on voit deux cellules nues constituant l'appareil sexuel; la membrane de la spore  $m$  n'était pas bien distincte dans la préparation. (400).

## Pl. XXII.

*Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

Fig. 1. Section longitudinale de la région

ovarienne; le tube pollinique venant du côté du cylindre stylaire  $c. st.$  est visible en grande partie dans les tissus qu'il traverse, il vient d'entrer dans le nucelle par la chalaze et a poussé jusque derrière le sac embryonnaire au sommet duquel on reconnaît aisément l'appareil sexuel; les couches de cellules à cristaux constituent une espèce de paroi spéciale de la «cavité ovarienne»; la membrane du tube pollinique est teintée en rouge d'après la couleur qu'elle prend quelquefois par un rouge d'aniline et l'eau de Javelle; les bouchons de cellulose sont teintés en bleu d'après la belle couleur qu'ils prennent toujours par un traitement avec le bleu d'aniline dans une solution d'acide picrique. (120).

Fig. 2. Sac embryonnaire derrière lequel on voit le tube pollinique; cette figure est prise d'après la même préparation (rendue transparente par l'eau de Javelle) que la figure 1;  $t. b.$  tube pollinique. (400).

## Pl. XXIII.

*Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

Fig. 1. Section longitudinale dans laquelle on voit l'unique tube pollinique  $t. p.$  traverser le bas du cylindre stylaire,  $c. st.$  et s'engager entre les cellules (non représentées dans la figure) qui forment la jonction de l'ovule à l'ovaire; les bouchons de cellulose sont teintés en bleu, la membrane du tube en rouge (comp. l'explication de la planche précédente). (235).

Fig. 2, 3. Fragments de tubes polliniques croissant entre les cellules qui bordent le nucelle. (120 et 210).

Fig. 4. Partie d'une section longitudinale dans laquelle on voit le tube pollinique  $t. p.$ , avancé jusque sous la chalaze  $ch.$ , se diviser en trois branches; une des branches est entrée dans le canal que forme le



prolongement d'une macrospore *m.* et commence à pénétrer de la sorte dans le nucelle *n.* (235).

**Fig. 5, 6.** Partie de sections longitudinales dans lesquelles on voit le tube pollinique *t. p.* se bifurquant sous la chalaze *ch.*, après quoi la branche principale entre dans le nucelle, tandis que la petite branche quelque peu recourbée se dirige du côté opposé et pousse jusque sous l'Épiderme de l'ovule. La figure 5 (120) est prise d'après une préparation traitée par l'eau de Javelle, la figure 6 (235) d'après une préparation faite au microtome après inclusion dans la paraffine.

**Fig. 7.** Tube pollinique *t. p.* bifurqué dans le nucelle après le passage de la chalaze. (235).

## Pl. XXIV.

### *Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

**Fig. 1.** Section longitudinale d'un nucelle dans lequel un tube pollinique est entré; le tissu sporogène est blanc, les couches enveloppantes sont grises et le tube pollinique *t. p.* est rouge; *ch.* chalaze (55).

**Fig. 2.** Partie supérieure d'une section longitudinale d'un nucelle; le tube pollinique *t. p.* s'est avancé entre un grand nombre de macrospores stériles jusque derrière le sac embryonnaire. (235).

**Fig. 3a.** Partie d'une section longitudinale dans laquelle on voit le tube pollinique *t. p.* pénétrer dans le nucelle *n.* en entrant dans le prolongement d'une macrospore; le sommet du tube est appliqué contre la face supérieure du sac embryonnaire; celui-ci contient un appareil sexuel composé de deux cellules, dont celle de gauche est l'oosphère. (285).

**Fig. 3b.** Partie rétrécie du tube pollinique de la figure précédente, un peu étirée et dessinée à un plus fort grossissement. (400).

Ann. Jard. Buit. Vol. X.

**Fig. 4.** Tube pollinique *t. p.* entrant dans la chalaze *ch.* et se bifurquant à l'intérieur d'un prolongement de macrospore *m.* (120).

## Pl. XXV.

### *Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

**Fig. 1.** Section longitudinale à travers la partie basale d'une fleur femelle; la couche de cristaux *cr.* est teintée en bleu clair; le tube pollinique, pour autant qu'il était possible de le suivre dans la préparation est indiqué par une mince ligne rouge; dans le nucelle *n.* le tissu sporogène est blanc tandis que j'ai donné aux couches enveloppantes une teinte grisâtre (35).

**Fig. 2.** Partie d'un tube pollinique anormalement gonflée, située au dessus de l'extrémité du nucelle. (75).

**Fig. 3.** Sommets de trois macrospores stériles avec cellules nues à l'intérieur; ces macrospores se trouvaient dans le tissu sporogène d'un ovule destiné à être fécondé. (400).

**Fig. 4.** Sommet de macrospore stérile renfermant un appareil sexuel composé de trois cellules nues. (400).

**Fig. 5a, 5b.** Deux macrospores, l'une stérile *m.* l'autre, fertile *m*<sup>1</sup>, d'un ovule dans lequel je n'ai pas pu découvrir de tube pollinique dans le voisinage de ces spores; il n'est pas douteux cependant que la macrospore *m*<sup>1</sup> serait devenue sac embryonnaire; le noyau *n.* dans *m*<sup>1</sup> n'était pas très distinct, il se peut qu'il y avait là deux noyaux; *o.* oosphère; en rendant transparent la préparation par l'eau de Javelle j'ai pu voir à côté de l'oosphère (fig. 5b) une seconde cellule à membrane cellulosique. (285).

**Fig. 6a, 6b.** Très jeune sac embryonnaire près duquel je n'ai pas encore pu découvrir de sommet de tube pollinique; il n'y avait sans aucun doute qu'un seul noyau *n.* dans cette macrospore; *o.* oosphère à côté de laquelle

j'ai reconnu, après un traitement par l'eau de Javelle (fig. 6b), une seconde cellule à mince membrane cellulosique (285).

**Fig. 7a.** Partie d'une section longitudinale d'un nucelle dans lequel le tube pollinique *t. p.* a appliqué son sommet contre la base du sac embryonnaire. (235).

**Fig. 7b.** Sac embryonnaire et tube pollinique *t. p.* de la figure précédente vus du côté opposé et à plus fort grossissement; *o.* oosphère. (400).

**Fig. 8.** Jeune sac embryonnaire contre lequel je n'ai pas réussi à trouver le sommet d'un tube pollinique; dans le contenu protoplasmique contracté du sac on remarque en haut quatre noyaux; *o.* oosphère; dans ce cas-ci, comme partout ailleurs, on ne découvre pas la moindre trace d'antipodes. (235).

**Fig. 9.** Sac embryonnaire contre lequel le sommet d'un tube pollinique *t. p.* s'est appliqué en bas; l'appareil sexuel est composé de deux cellules dont *o.* est l'oosphère (285).

**Fig. 10.** Trois macrospores *m, m, m'*, les deux premières stériles, la troisième (le sac embryonnaire) fertile; dans la préparation, transparente, on distinguait en bas, derrière le sac embryonnaire, le sommet d'un tube pollinique; l'appareil sexuel se compose de trois cellules dont *o.* est l'oosphère. (285).

**Fig. 11a, 11b.** Jeune sac embryonnaire contenant quatre noyaux cellulaires, deux en bas et deux en haut, et pas la moindre trace d'antipodes; *o.* oosphère, non accompagnée d'autres cellules à ce qu'il paraît; après avoir rendu la préparation transparente, j'ai pu reconnaître (fig. 11b) vers la base du sac un tronçon de tube pollinique (285).

çon de tube pollinique qui y est attaché en bas, provenant d'une préparation traitée par l'eau de Javelle, mis entièrement en liberté; le sommet du tube était fortement soudé à la paroi du jeune sac, de manière à ce qu'il fut impossible de les séparer même par de fortes secousses; l'endroit où le sommet du tube est attaché à la membrane du sac est diamétralement opposé à l'appareil sexuel dont *o.* est l'oosphère. (285).

**Fig. 2.** Sac embryonnaire avec tronçon de tube pollinique mis entièrement en liberté après un traitement par l'eau de Javelle; pendant la mise en liberté le sac a pris quelques plis, néanmoins le tube pollinique *t. p.* est resté fortement soudé à la membrane du sac; l'endroit de cette soudure est de nouveau presque opposé à l'endroit où se trouve l'appareil sexuel composé de deux cellules; *o.* oosphère. (285).

**Fig. 3.** Partie d'une coupe longitudinale traitée par l'eau de Javelle; le sac embryonnaire *s. e.* montre en haut un appareil sexuel composé de deux cellules; *o.* oosphère; le tube pollinique *t. p.* insinue son sommet entre la membrane du sac embryonnaire et les cellules environnantes. (285).

**Fig. 4a.** Jeune sac embryonnaire dont le contenu protoplasmique contracté ne renfermait que deux noyaux distinctement visibles; *o.* oosphère qui ne paraissait être accompagnée d'aucune cellule. (400).

**Fig. 4b.** Même sac embryonnaire après traitement par l'eau de Javelle; l'oosphère *o.* se trouve en effet être solitaire; à droite on reconnaît facilement maintenant l'extrémité d'un tube pollinique *t. p.* appliquée étroitement contre la membrane du sac. (400).

**Fig. 4c.** Sommet du tube *t. p.* à plus fort grossissement; *p. s.* paroi du sac.

**Fig. 5a, 5b.** Sac embryonnaire, avec un long tronçon de tube pollinique *t. p.* qui y est attaché, mis entièrement en liberté; la soudure du tube avec

## PL. XXVI.

*Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

**Fig. 1.** Sac embryonnaire avec un tron-

la membrane du sac est tout aussi forte que dans les cas des figures 1 et 2; le sommet du tube est à une assez grande distance de l'endroit où se trouve l'appareil sexuel, parce que il occupe un niveau beaucoup plus bas; *o.* oosphère. (235 et 400).

**Fig. 6a.** Jeune sac embryonnaire dont le contenu protoplasmique contracté renferme quatre noyaux; l'appareil sexuel se compose de deux cellules, l'oosphère *o.* a une forme quelque peu recourbée qu'elle affecte souvent, l'autre cellule a un contenu homogène et réfringent tel qu'on le voit souvent dans des cellules de canal; ce qui était visible du tube pollinique n'a pas été représenté dans cette figure (voy. la figure suivante). (400).

**Fig. 6b.** Le sac embryonnaire de la figure précédente, vu du côté opposé, après traitement par l'eau de Javelle; *t. p.* extrémité du tube pollinique montant sur le sac embryonnaire. (400).

**Fig. 7, 8.** Jeunes sacs embryonnaires dont le protoplasma contracté renferme quatre noyaux; *o.* oosphère; le sac de la figure 7 est le même que celui de la figure 3; dans la figure 8 la cellule qui se trouve à côté de l'oosphère a de nouveau un contenu homogène et réfringent comme dans le cas de la figure 6a. (285).

**Fig. 9.** Sac embryonnaire *s. e.* avec macrospore stérile *m.* dont le prolongement court sur le sac; *o.* oosphère. (400).

**Fig. 10.** Sac embryonnaire avec protoplasma contracté à quatre noyaux; *o.* oosphère; la cellule à côté comme celles des figures 6a et 8. (285).

## Pl. XXVII.

### *Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

**Fig. 1a,** Sac embryonnaire, avec macrospore stérile *m.*, mis entièrement en liberté; ce qui était visible du tube pollinique n'est pas représenté dans cette figure; dans le contenu protoplasmique du jeune sac embryonnaire

on remarque trois noyaux cellulaires; *o.* oosphère; le contenu de la cellule voisine est homogène et réfringent (400).

**Fig. 1b—1h.** La même préparation de la figure précédente, traitée par l'eau de Javelle, et reproduite en différentes positions obtenues en la roulant de gauche à droite de sorte que 1h est à-peu-près identique à 1b; dans les figures 1d et 1e on reconnaît le prolongement de la macrospore stérile *m.*; dans la figure 1g le tube pollinique (*t. p.* fig. 1b et 1f) qui se trouvait derrière le sac dans cette position de l'ensemble est indiqué, par une ligne pointillée; dans les figures 1c, 1d, 1e l'appareil sexuel est indiqué par des lignes ponctuées. (400).

**Fig. 2a.** Jeune sac embryonnaire contenant six noyaux dans son protoplasma contracté; l'oosphère *o.* est solitaire; le tube pollinique est indiqué par une ligne pointillée *t. p.* (285).

**Fig. 2b.** La préparation de la figure précédente traitée par l'eau de Javelle et comprimée pour mieux montrer la forme du tronçon de tube pollinique *t. p.*; le fait que l'oosphère n'est pas accompagnée d'une autre cellule n'était plus douteux (285).

**Fig. 3.** Sac embryonnaire montrant huit noyaux dans le protoplasma contracté; l'oosphère *o* est solitaire (285).

**Fig. 4.** Sac embryonnaire assez âgé contenant un grand nombre de noyaux dont quelques-uns seulement sont indiqués. (120).

**Fig. 5.** Sommet d'un sac embryonnaire *s. e.* avec appareil sexuel (*o.* oosphère) et extrémité d'un tube pollinique *t. p.* rampant sur sa surface; préparation traitée d'abord par l'hydrate de chloral et ensuite par l'eau de Javelle; par ce traitement les membranes du sac embryonnaire et des cellules de l'appareil sexuel ont pris une couleur grise tandis que la membrane du tube pollinique se détachait par une couleur noire très prononcée. (400).

## Pl. XXVIII.

*Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

Fig 1. Sac embryonnaire avec une douzaine de noyaux dans le protoplasma; l'oosphère *o.* conserve sa forme et ses dimensions primitives (285).

Fig. 2a. Sac embryonnaire semi-adulte avec tronçon de tube pollinique intimement soudé à sa surface (75).

Fig. 2b. Le sac embryonnaire de la figure précédente dessiné à plus fort grossissement; du contenu du sac je n'ai représenté que quelques noyaux cellulaires; je n'ai pas pu décider la nature précise de l'amas dans le sommet du tube pollinique *t. p.* ressemblant à un noyau cellulaire (235).

Fig. 3. Partie d'un sac embryonnaire assez âgé, avec protoplasma fortement contracté; je n'ai pu indiquer qu'un nombre très restreint des noyaux cellulaires (285).

Fig. 4. Sac embryonnaire avec deux tronçons de tube pollinique soudés à sa surface; préparation traitée par l'eau de Javelle (285).

Fig. 5a. Sac embryonnaire âgé, traité par l'eau de Javelle et le rouge d'aniline (colorant le tube pollinique) (235).

Fig. 5b. Oosphère du sac embryonnaire de la figure précédente; vers l'astérisque la membrane de l'oosphère est devenue excessivement mince (400).

Fig. 6. Sac embryonnaire assez âgé; *t. p.* tronçon de tube pollinique; *o.* oosphère; les contours de la partie supérieure du nucelle sont indiqués (75).

Fig. 7. Partie de tube pollinique se trouvant entièrement dans un nucelle et mis en liberté; vers *n.* il y a avait un noyau cellulaire, fait qui ne laissait aucun doute; il est probable qu'il y avait un second noyau plus en haut dans le tube (400).

Fig. 8a. Tronçon de tube pollinique mis en liberté avec un fragment de la membrane du sac embryonnaire *m. s.* auquel il était soudé (400).

Fig. 8b. Tronçon de la figure précédente

dessiné dans une autre position; il était probable qu'il y avait un noyau dans le tube vers son sommet, mais je n'ai pas pu démontrer la chose avec une parfaite sécurité malgré l'emploi de matières colorantes (400).

Fig. 9a. Sac embryonnaire assez âgé avec tronçon de tube pollinique soudé à sa surface (55).

Fig. 9b. Partie du tronçon de tube pollinique de la figure précédente dessinée à plus fort grossissement (285).

## Pl. XXIX.

*Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

Fig. 1. Partie d'un sac embryonnaire âgé sur la surface duquel un tronçon de tube pollinique est étroitement appliqué. (285).

Fig. 2a, 2b. Appareil sexuel et tronçon de tube pollinique (avant et après traitement par l'eau de Javelle) d'un très grand sac embryonnaire (285).

Fig. 3a. Cette figure est prise d'après une section longitudinale inclinée dans le haut, de sorte qu'elle a passé à côté de l'appareil sexuel; les limites du nucelle *u.* et du sac embryonnaire *s. e.* sont indiquées par des lignes noires; sur la surface du sac couraient trois tronçons de tube pollinique, dont deux *t<sup>1</sup>*, *t<sup>1</sup>* appartenant à la même branche du tube tandis que *t<sup>2</sup>* est le sommet d'une autre branche (75).

Fig. 3b, 3c. Sommets des deux branches de tube pollinique de la figure précédente (285).

Fig. 4a. Contour d'un nucelle coupé longitudinalement; dans le centre on voit un sac embryonnaire près duquel se trouvent trois branches de tube pollinique teintées en rouge (55).

Fig. 4b. Sac embryonnaire et trois branches de tube pollinique de la figure précédente, à plus fort grossissement; une des trois branches a appliqué son sommet sur le sac embryonnaire en bas, l'autre court derrière le sac et la troisième se trouve à côté (285).

Fig. 5a. Coupe longitudinale d'un nu-



celle inclinée vers le haut; au dessous du sac embryonnaire on voit un tronçon de tube pollinique divisé en trois branches; *o*, oosphère (45).

**Fig. 5b.** Partie de la même préparation dessinée à plus fort grossissement; *m. s.* membrane du sac embryonnaire, mise à point sur la branche supérieure du tube pollinique *t. p.*; cette figure démontre qu'aucune des trois branches n'est en contact avec la membrane du sac embryonnaire (235).

**Fig. 5c.** Partie de la même préparation, mise à point sur la branche inférieure du tube pollinique; *o*, oosphère se trouvant en bas dans le sac, fait qui arrive plus souvent, bien qu'il ne soit pas fréquent (235).

**Fig. 6a.** Grand sac embryonnaire avec contenu protoplasmique fortement contracté et appareil sexuel en bas; *o*, oosphère (75).

**Fig. 6b.** Appareil sexuel de la figure précédente, dessiné à plus fort grossissement, après traitement par le vert de méthyle; à côté de l'oosphère on reconnaît deux cellules, dont une très petite, à contenu homogène se colorait d'une manière très intensive par le vert de méthyle (285).

### Pl. XXX.

#### *Casuarina suberosa* Ott. et Dietr.

**Fig. 1a, 1b.** Epaisss coupes transversales d'une fleur femelle âgée; la coupe de la figure 1a est menée beaucoup plus bas que celle de la figure 1b; *tr.* tissu à trachéides, teinté en violet; *cr.* couche à cristaux, teintée en bleu; *n.* nucelle de l'ovule fertile; *n'* nucelle de l'ovule stérile; *s. e.* sac embryonnaire; *t. p.* tube pollinique, teinté en rouge (35).

**Fig. 1c.** Partie de la coupe représentée dans la figure 1a dessinée à plus fort grossissement; *s. e.* sac embryonnaire; *t. p.* tube pollinique (285).

**Fig. 1d.** Partie de la coupe représentée dans la figure 1b dessinée à plus fort

grossissement; *s. e.* sac embryonnaire; *t. p.* tube pollinique (235).

**Fig. 1e.** Partie de la membrane du sac embryonnaire de la figure précédente *m. s.* avec tube pollinique *t. p.* reproduits à un plus fort grossissement (400).

**Fig. 1f.** Sommet quelque peu aplati du tube pollinique, se trouvant dans la coupe de la figure 1b, obtenu par une forte compression (285).

**Fig. 2a.** Sac embryonnaire adulte, mis en liberté, avec tronçon de tube pollinique, oosphère et contenu protoplasmique fortement contracté (teinté en gris) (75).

**Fig. 2b.** Esquisse du contenu protoplasmique du sac embryonnaire de la figure précédente; vers *a* le protoplasma est tellement dense qu'il est difficile de reconnaître les noyaux qui s'y trouvent en grand nombre; dans le milieu le protoplasma est moins dense et sur la face tournée vers l'observateur on reconnaît un certain nombre de noyaux, indiqués dans la figure; en bas il y a de nombreuses grandes vacuoles entre lesquelles se trouvent des noyaux (235).

**Fig. 2c.** Oosphère du même sac embryonnaire; vers l'astérique endroit très mince (235).

**Fig. 2d.** Tronçon de tube pollinique soudé au sac embryonnaire de la figure 1a; le tube dans lequel on ne distinguait plus le contenu de la membrane avait l'air d'être mort (235).

**Fig. 3a.** Sac embryonnaire adulte mis en liberté et montrant que l'oosphère n'a pour ainsi dire pas augmenté de dimensions pendant la croissance du sac (75).

**Fig. 3b.** Appareil sexuel du sac embryonnaire de la figure précédente (285).

**Fig. 4—8.** Appareils sexuels à une et deux cellules à côté de l'oosphère, d'après des préparations traitées par le vert de méthyle (285).

**Fig. 9.** Appareil sexuel de forme anormale, l'oosphère *o.* étant surmontée de deux cellules (235).

**Fig. 10.** Appareil sexuel composé de



l'oosphère *o.* et d'une grande et une petite cellule à côté (235).

**Fig. 11a, 11b.** Oosphère de sac embryonnaire adulte avant et après traitement par l'eau de Javelle; vers l'astérisque il y avait un endroit excessivement mince qui ressemblait même, avant le traitement par l'eau de Javelle, à un tout petit tuyau ouvert; après le traitement par l'eau de Javelle, qui fait gonfler la membrane cellulosique de l'oosphère, le petit tuyau n'était plus visible bien que la membrane restât très mince vers l'astérisque. (400).

### Pl. XXXI.

*Casuarina suberosa* Ott. et Dietr. (fig. 1—13).

*Casuarina Rumphiana* Miq. (fig. 14—18).

**Fig. 1, 2, 3.** Sommets de sacs embryonnaires montrant la différenciation des premières cellules endospermiques dans le voisinage de l'oeuf *o.*; l'oeuf du cas de la figure présentait encore un endroit très mince vers l'astérisque; sur les sacs embryonnaires des figures 2 et 3 se trouvaient des tronçons de tubes polliniques *t.p.* qui paraissaient morts (285, 235 et 285).

**Fig. 4a.** Sac embryonnaire contenant un embryon, dessiné à faible grossissement; vers le haut il y a un tissu continu de cellules endospermiques; dans les trois quarts inférieurs du sac le protoplasma ne s'est pas encore différencié en cellules; vers le bas entre les grandes vacuoles on reconnaissait, même à ce faible grossissement, quelques noyaux (75).

**Fig. 4b.** Embryon du sac embryonnaire de la figure précédente (285).

**Fig. 5a.** Sac embryonnaire fécondé, mis en liberté avec le tronçon de tube pollinique qui y est soudé. (75).

**Fig. 5b.** Tronçon de tube pollinique de la figure précédente, dessinée à plus

fort grossissement; on ne reconnaît plus de protoplasma distinct dans le tube qui est grisâtre, strié et à l'air mort (285).

**Fig. 5c.** Jeune embryon du sac embryonnaire de la figure 5a, sur le point de se cloisonner (400).

**Fig. 6.** Section longitudinale non axiale d'un sac embryonnaire contenant un embryon à-peu-près comme celui de la figure 4b; la coupe a passé à côté de l'embryon, mais elle a été reproduite ici parce que l'on distingue à travers les cellules de l'endosperme le reste d'un tronçon de tube pollinique (teinté en rouge) appliqué contre le sac (235).

**Fig. 7.** Section montrant un jeune embryon entouré de cellules d'endosperme; dans ce stade le sac embryonnaire n'est encore rempli qu'en partie de tissu endospermique. (285).

**Fig. 8.** Très jeune embryon, après le premier cloisonnement. (285).

**Fig. 9—11.** Trois jeunes embryons, traités par l'eau de Javelle, en sections axiales optiques. (285).

**Fig. 12, 13.** Fragments d'embryons plus âgés, traités par l'eau de Javelle; lorsque les embryons ont les dimensions de celui de la figure 13, les sacs embryonnaires sont tout-à-fait remplis de cellules d'endosperme. (285).

**Fig. 14, 15, 18.** Esquisses faites d'après des embryons âgés. (75).

**Fig. 16.** Suspenseur d'un embryon assez âgé. (235).

**Fig. 17.** Embryon mi-adulte dans son endosperme *end.* (35).

### Pl. XXXII.

*Myrica Lobbii* T. et B.

**Fig. 1, 2.** Nucelles traités par l'eau de Javelle en sections axiales, montrant une cellule-mère de sac embryonnaire divisée en quatre cellules. (285).

**Fig. 3.** Nucelle en section axiale montrant une cellule-mère de sac embryonnaire, divisée en trois cellules (285).

**Fig. 4, 5.** Sections longitudinales de nucelles avec tubes polliniques *t. p.* entrés du côté micropylaire; *o.* oeuf; dans le cas de la figure 4 la membrane de l'oeuf, indiquée par une ligne pointillée, était encore très mince (traitement par l'eau de Javelle pendant 2 heures et demie). (285).

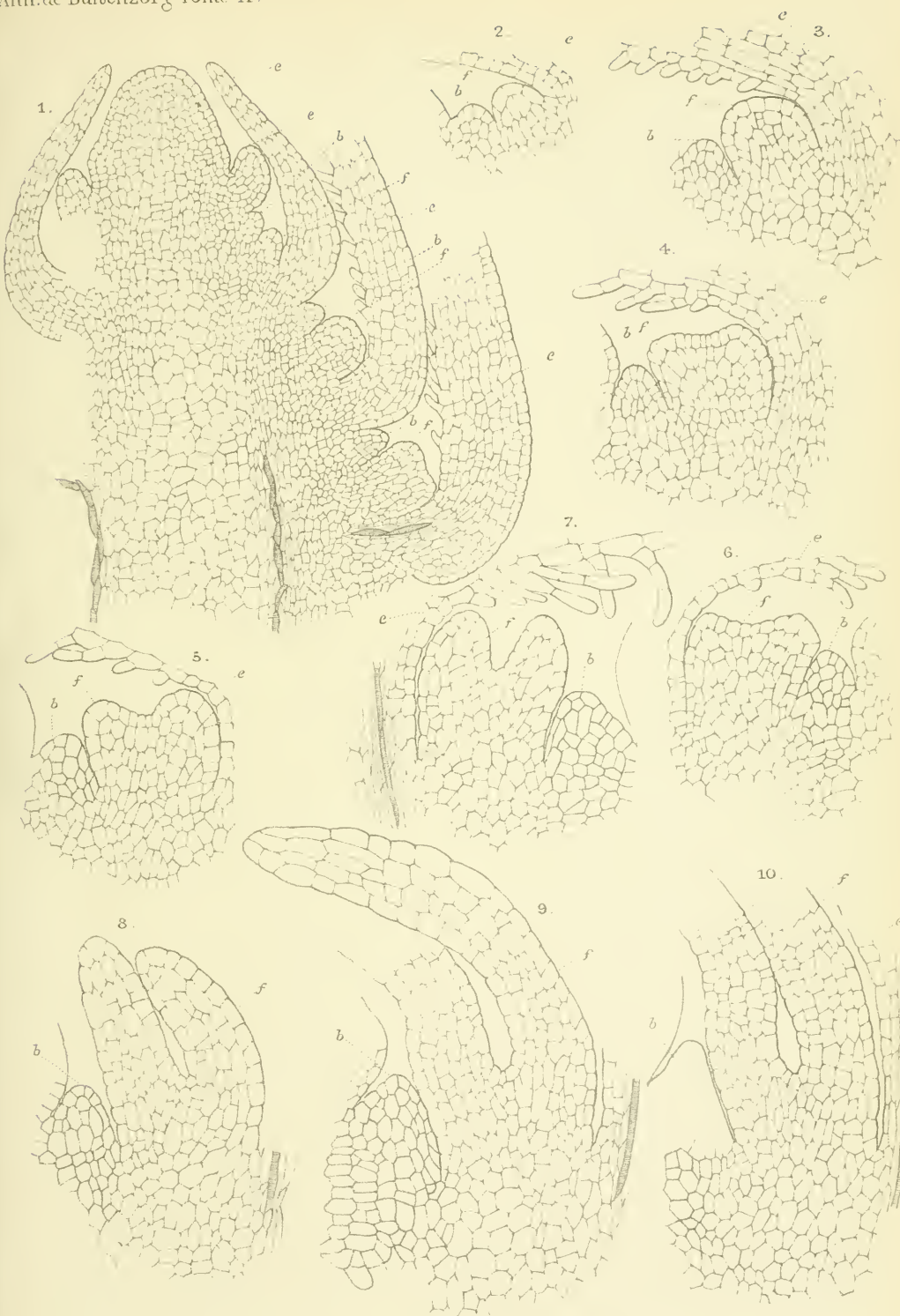
**Fig. 6, 7.** Sections longitudinales montrant des sacs embryonnaires qui viennent d'être fécondés; *o.* oeuf; dans le cas de la figure 7 il y a deux

noyaux d'endosperme comme dans le cas de la figure 5. (285).

**Fig. 8.** Nucelle contenant un sac embryonnaire plus âgé; on distingue encore le canal formé par le tube pollinique qui lui-même a disparu; *o.* oeuf; les noyaux de l'endosperme sont indiqués. (285).

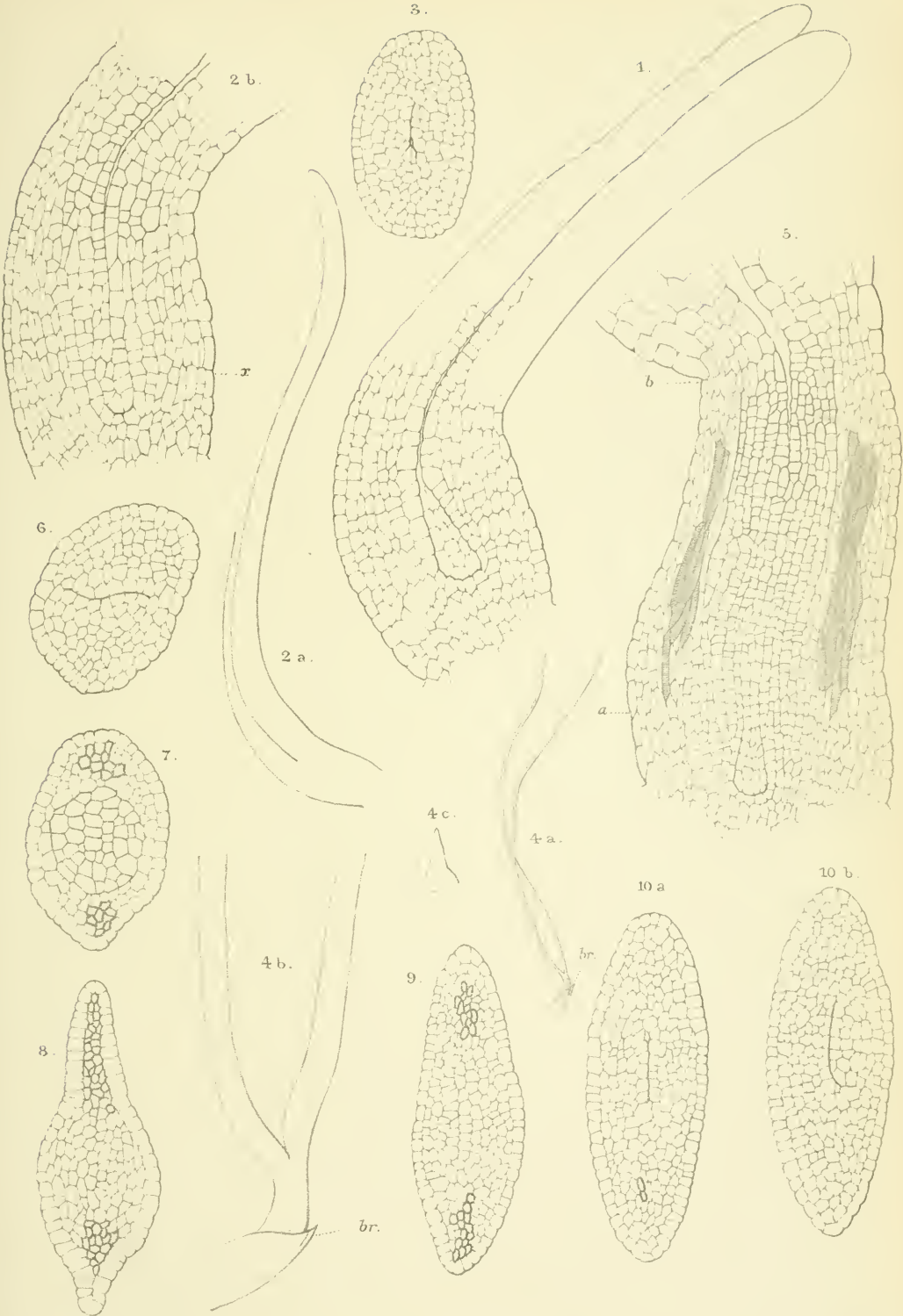
**Fig. 9.** Partie d'un sac embryonnaire plus âgé avec de nombreux noyaux dans l'endosperme et un jeune embryon. (285).



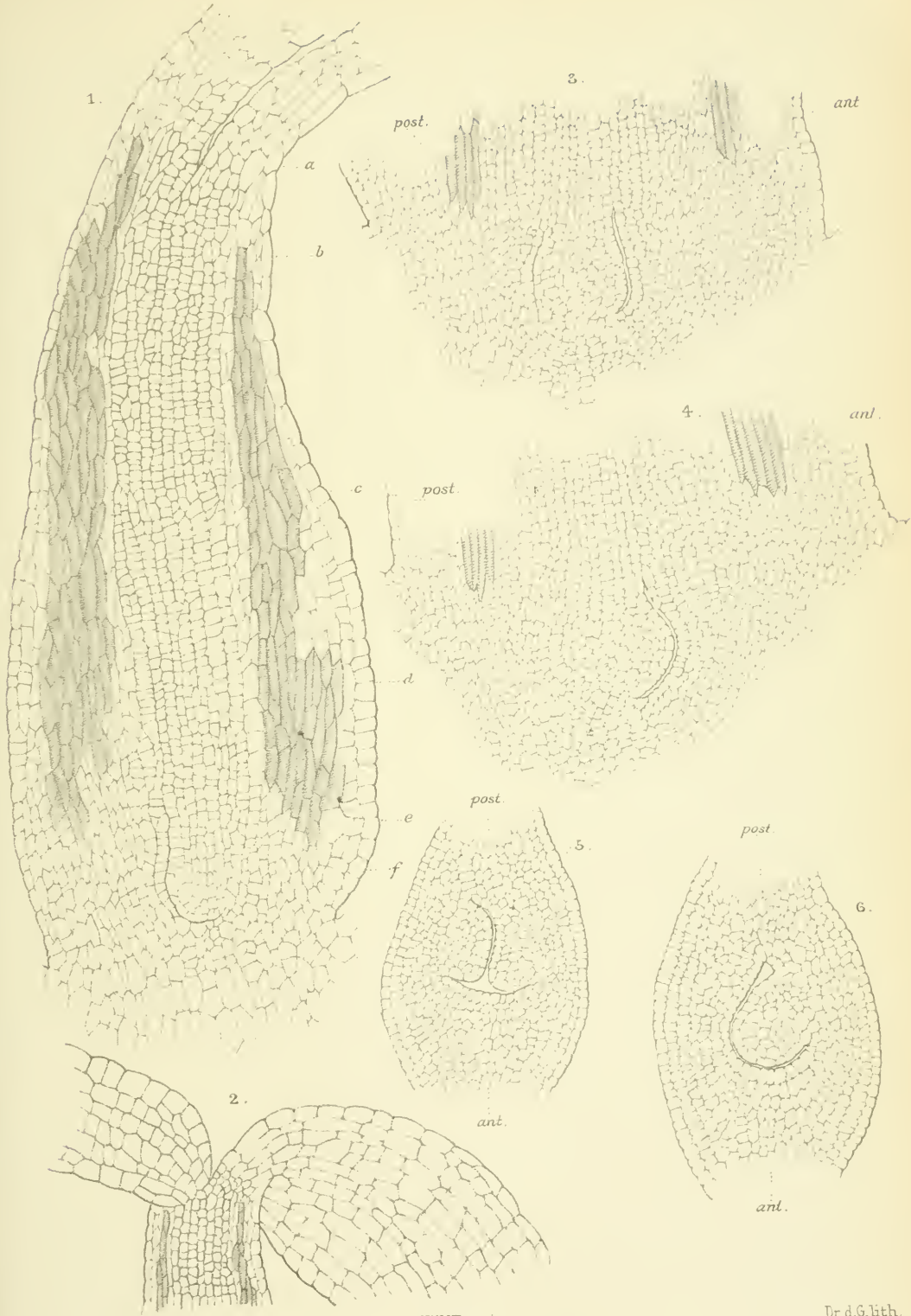




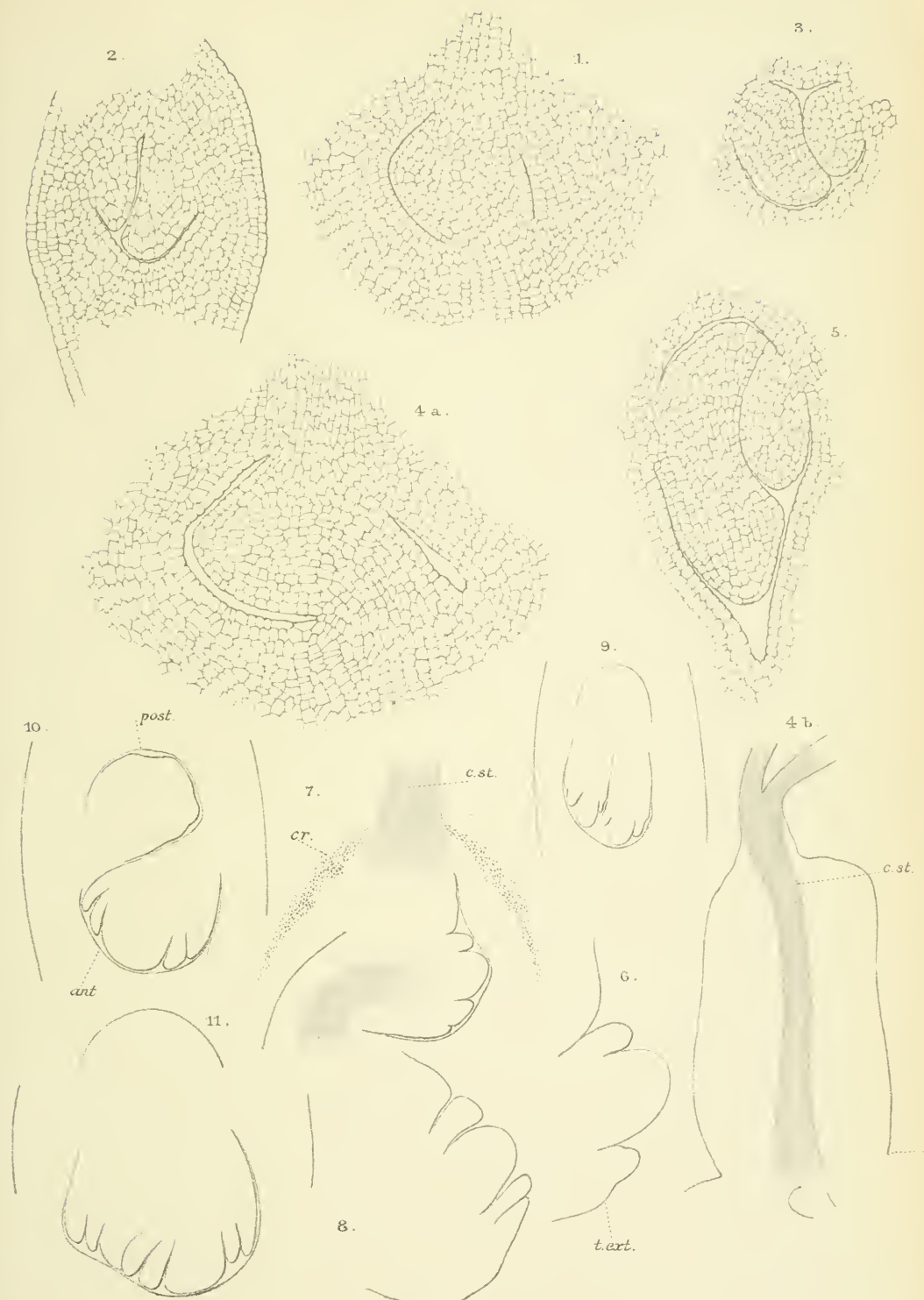




















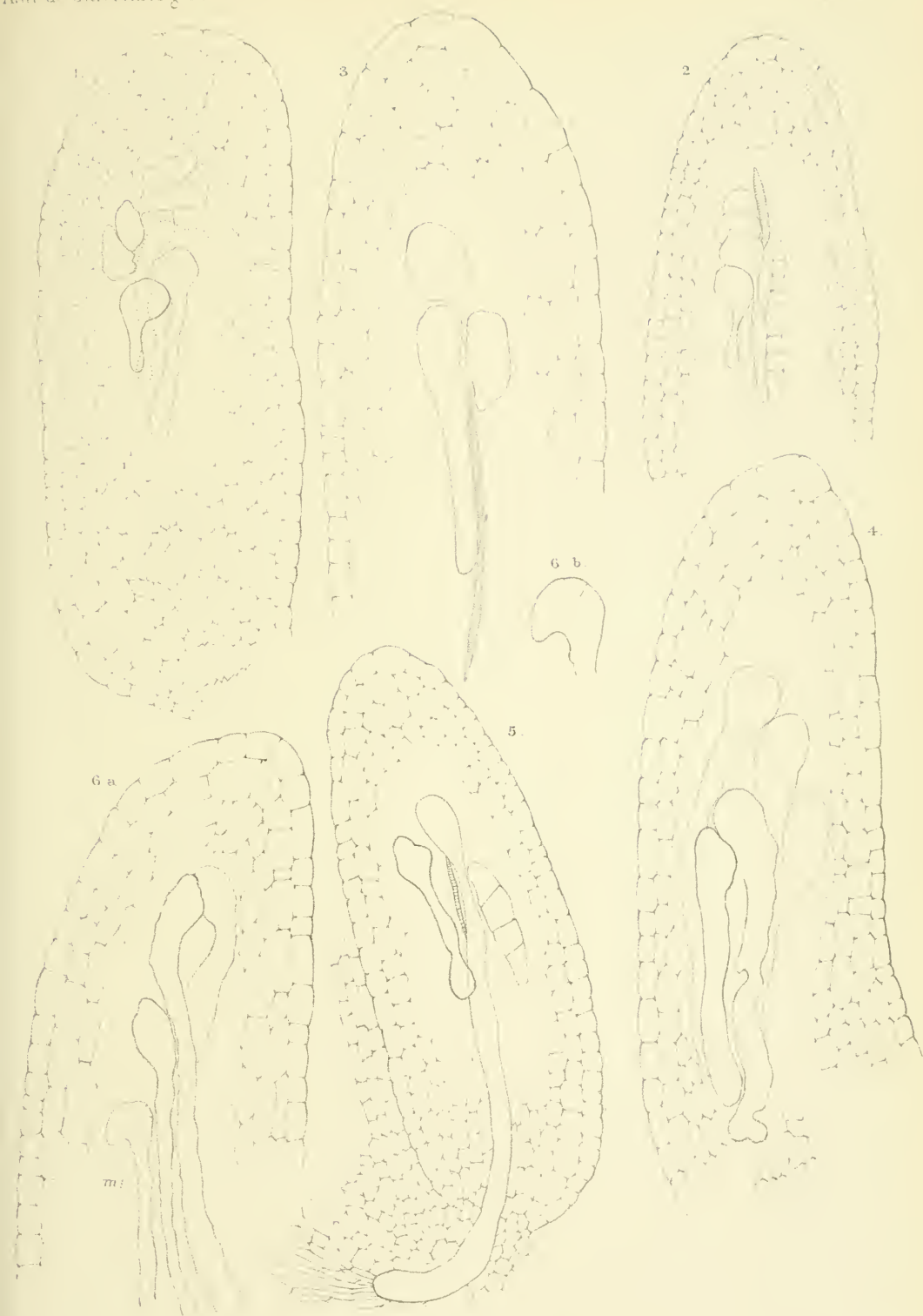




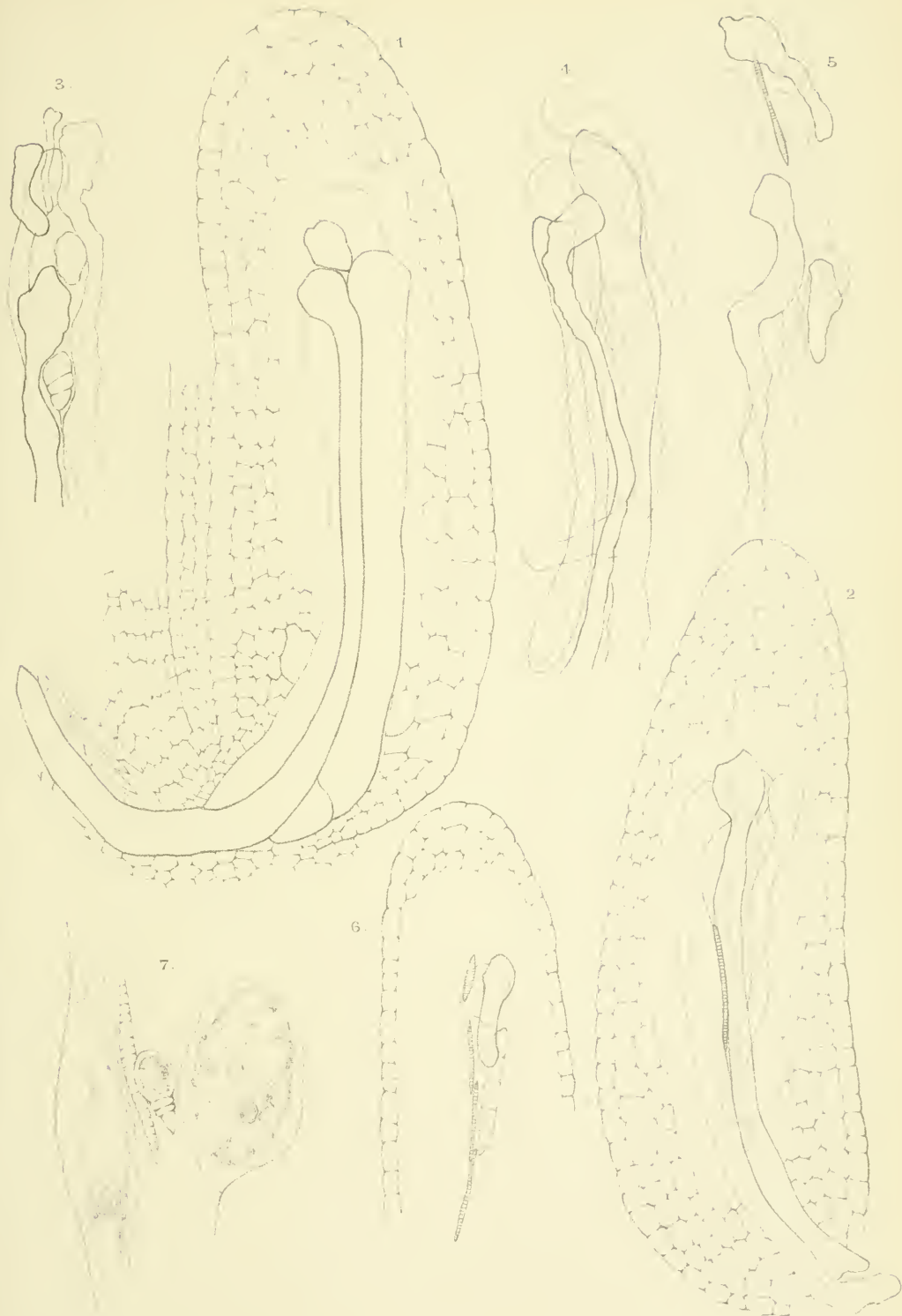










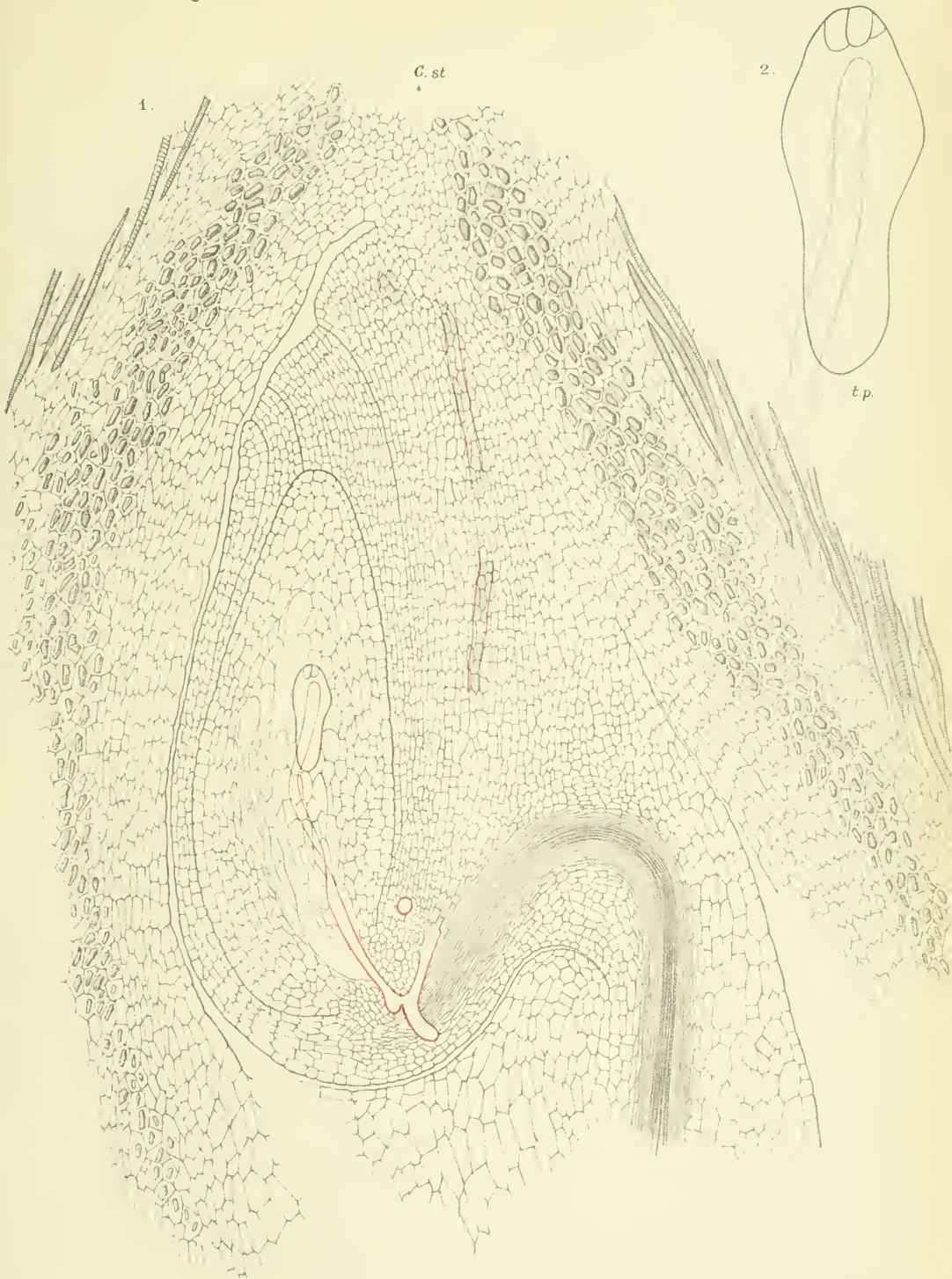












*C. st*

2.

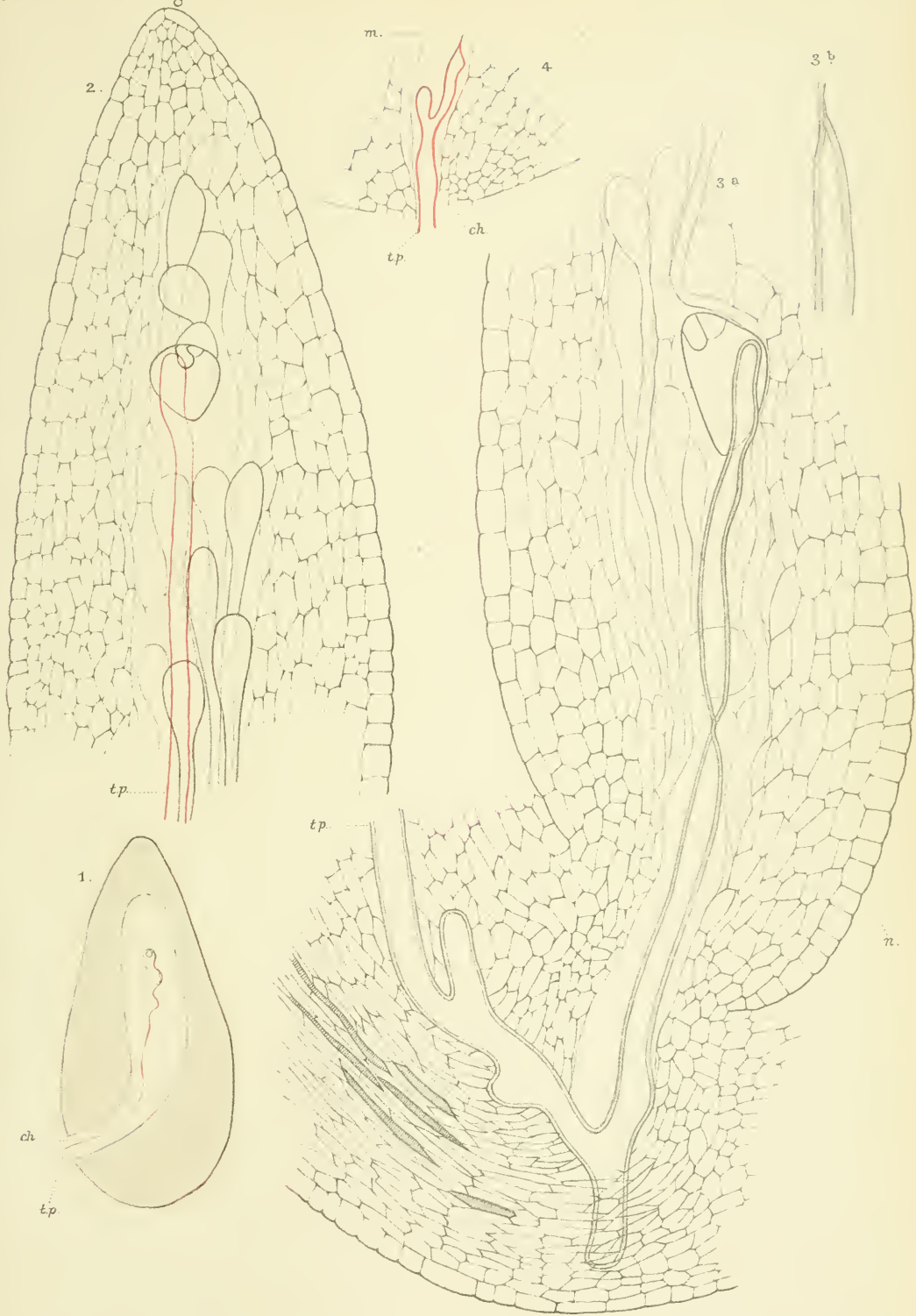
tp.



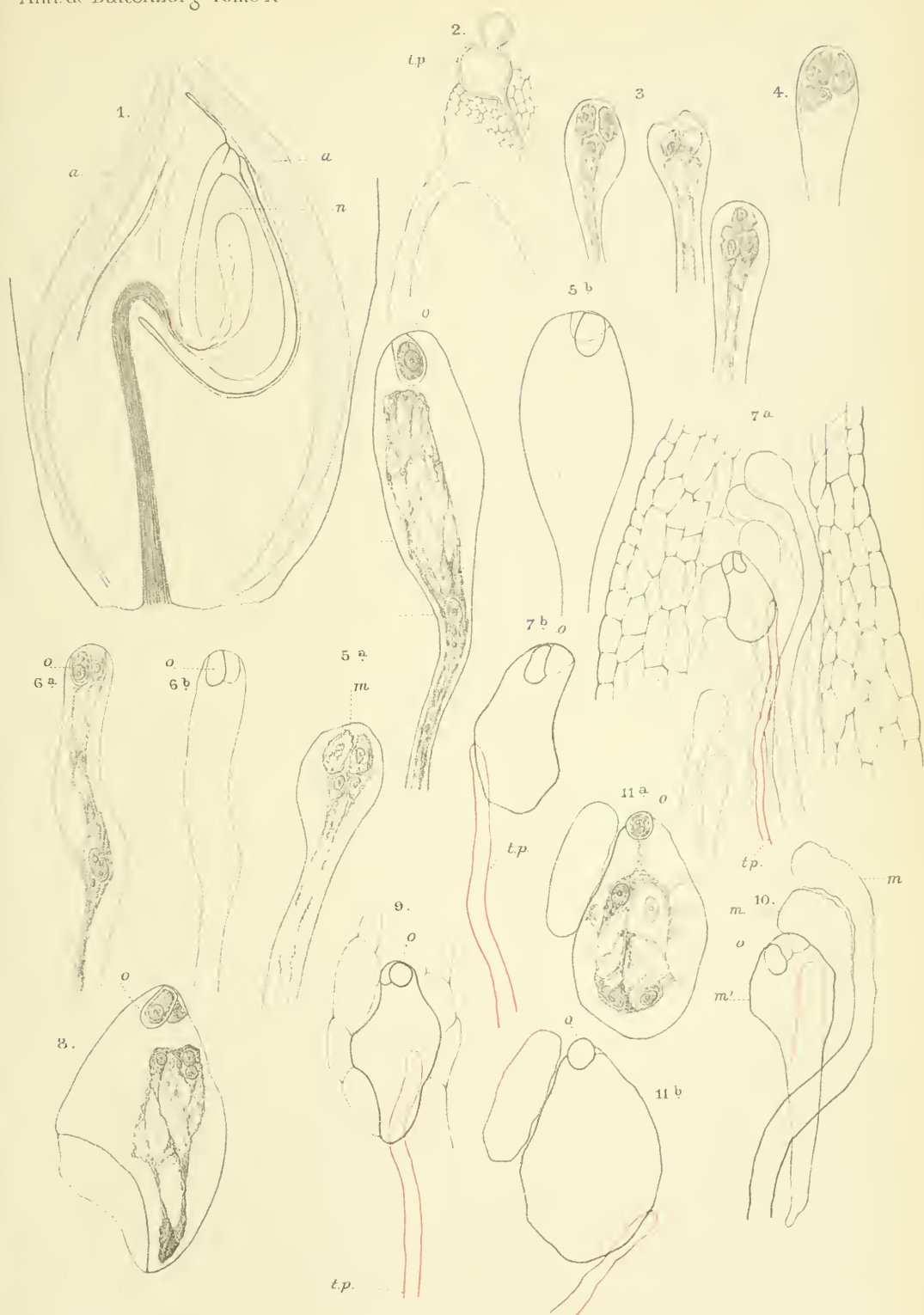










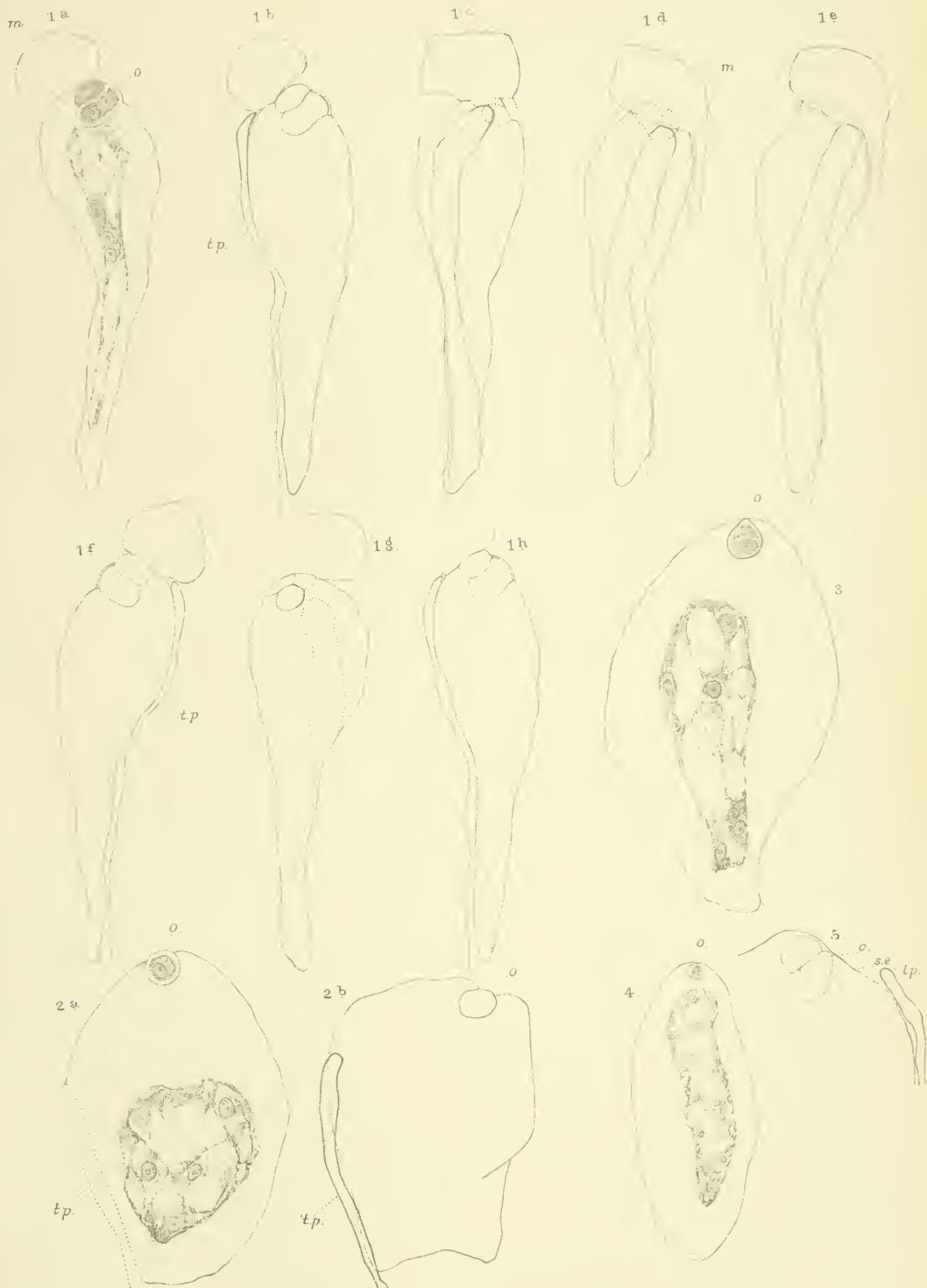












M.Treub del.

P.W.M. Trap impr.

D<sup>r</sup>d.G.lith.







M. Treub del.

P. W. M. Trap impr.

D. F. d. Glith







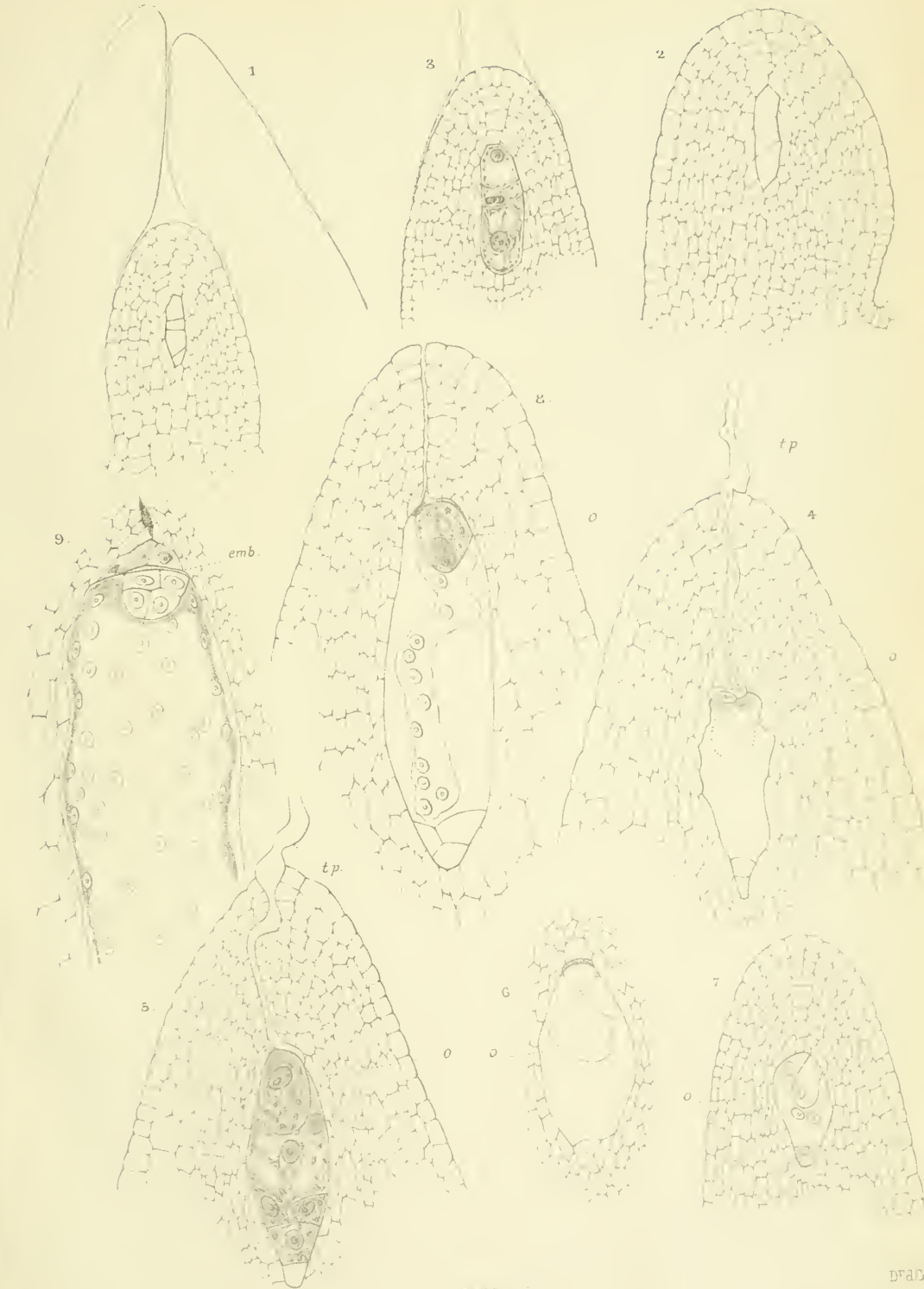












(13)

13-4

(3)

2714 4







P      Buitenzorg. 's Lands Plantentuin  
Biol      Annales du Jardin Botanique de  
B      Buitenzorg

Biological  
& Medical  
Serials

PLEASE DO NOT REMOVE  
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET

---

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

---

---

STORAGE

